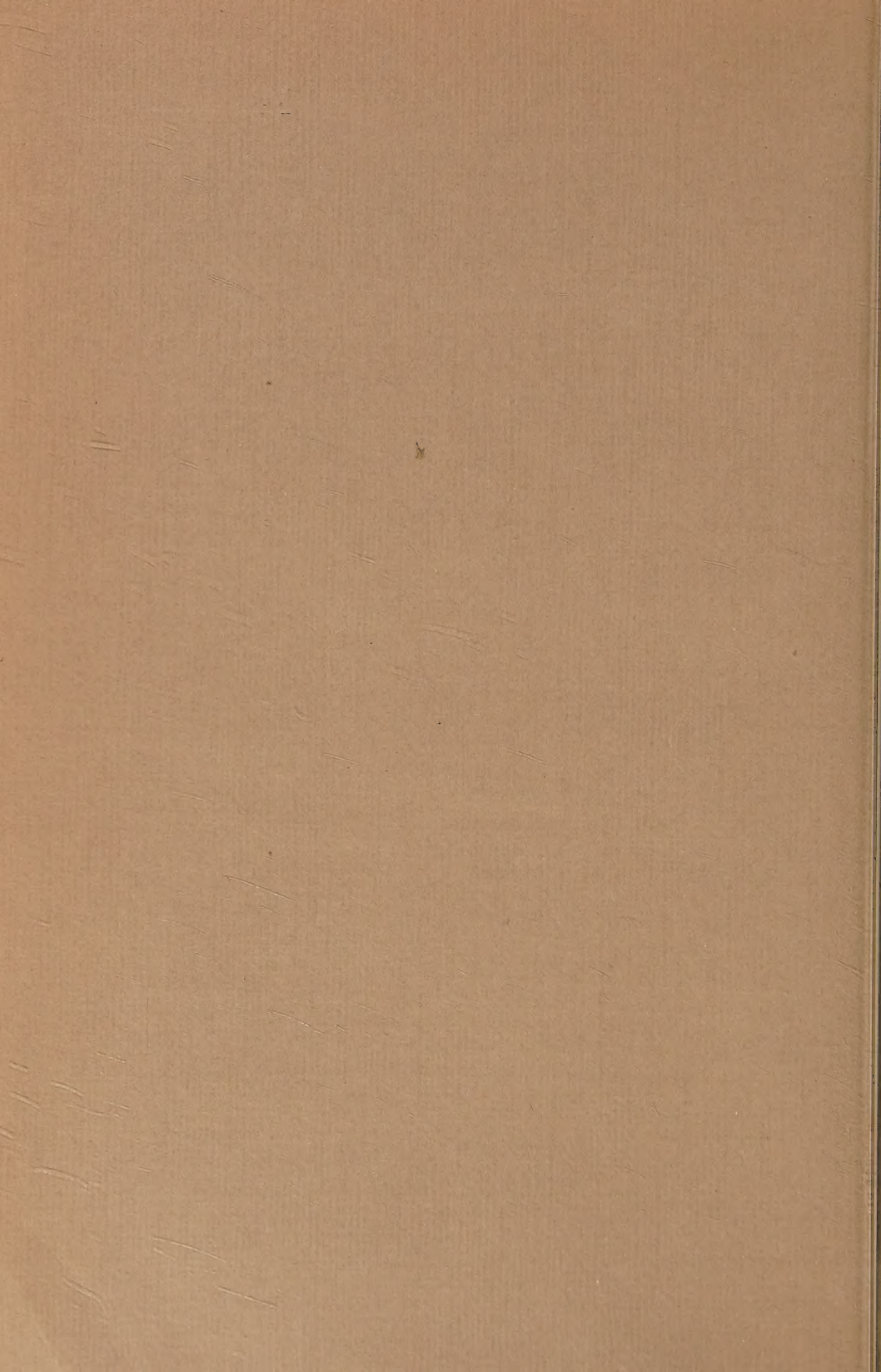


ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE
sous la direction
de Ray. BOUILLENNE & A. MONOYER

1. M. et R. BOUILLENNE : Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* L.
2. Ray. et M. BOUILLENNE et L. GHENNE : Etude comparative du métabolisme des carbohydrates solubles chez les mâles et les femelles de *Mercurialis perennis*.
3. M. HENROTIN : Introduction à l'étude de bourgeons sériés : organographie des tiges dans le genre *Juglans*.
4. P. PREVOT et RAY. BOUILLENNE : Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz.
5. P. PREVOT : La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
6. A. MONOYER : Contribution à l'anatomie du *Ginkgo biloba* L.
7. H. WELSCH : Sur la distribution de l'eau, de la matière sèche et de l'azote au cours de la germination chez *Impatiens Balsamina* L.
8. Ray. BOUILLENNE : Compte-rendu de l'herborisation générale de la Société Royale de Botanique de Belgique dans les Fagnes de la Baraque Michel 1^{er} et 2 juillet 1934.
9. Ray. et M. BOUILLENNE : Contribution à la Phytogéographie des Hautes Fagnes en Belgique.
10. Ray. et M. BOUILLENNE et R. KOOLHAAS : Note sur *Pachyrrhysus angulatus* Rich.
11. R. KOOLHAAS et M. BOUILLENNE : Evaluation de la toxicité de la roténone et des extraits des plantes employées comme insecticides dans les régions tropicales.
12. Ch. CHEVALIER : Les Broméliacées-Aechméniées.
13. M. BOUILLENNE et O. LAZAR : Extraction du carotène de *Daucus Carota* L.
14. O. LAZAR : L'influence du carotène sur la néoformation des racines et le développement de la gemmule chez *Impatiens Balsamina* L.
15. P. PREVOT : Localisation de la région d'absorption de la racine.

EDITIONS E. D. K.
LIÈGE

1936



ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

DE

L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

ARCHIVES

DE

L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction

de Ray. BOUILLENNE & A. MONOYER

1. M. et R. BOUILLENNE : Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* L.
2. Ray. et M. BOUILLENNE et L. GHEKKE : Etude comparative du métabolisme des carbohydrates solubles chez les mâles et les femelles de *Mercurialis perennis*.
3. M. HENROTIN : Introduction à l'étude de bourgeons sériés : organographie des tiges dans le genre *Juglans*.
4. P. PRENOT et Ray. BOUILLENNE : Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz.
5. P. PRENOT : La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.
6. A. MONOYER : Contribution à l'anatomie du *Ginkgo biloba* L.
7. H. WELSCH : Sur la distribution de l'eau, de la matière sèche et de l'azote au cours de la germination chez *Impatiens Balsamina* L.
8. Ray. BOUILLENNE : Compte-rendu de l'herborisation générale de la Société Royale de Botanique de Belgique dans les Fagnes de la Baraque Michel 1^{er} et 2 juillet 1934.
9. Ray. et M. BOUILLENNE : Contribution à la Phytogéographie des Hautes Fagnes en Belgique.
10. Ray. et M. BOUILLENNE et R. KOOLHAAS : Note sur *Pachyrrhysus angulatus* Rich.
11. R. KOOLHAAS et M. BOUILLENNE : Evaluation de la toxicité de la roténone et des extraits des plantes employées comme insecticides dans les régions tropicales.
12. Ch. CHEVALIER : Les Broméliacées-Aechméinées.
13. M. BOUILLENNE et O. LAZAR : Extraction du carotène de *Daucus Carota* L.
14. O. LAZAR : L'influence du carotène sur la néoformation des racines et le développement de la gemmule chez *Impatiens Balsamina* L.
15. P. PRENOT : Localisation de la région d'absorption de la racine.

EDITIONS E. D. K.

LIÈGE

1936

AVERTISSEMENT

Les Archives de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, créées en 1897 par le Professeur A. GRAVIS et continuées sous ma direction, comportent d'une part, sept volumes publiés sporadiquement de 1897 à 1927 et d'autre part, de 1930 à 1935, cinq volumes distribués, à raison d'un volume par an, à 390 Instituts et Laboratoires étrangers.

M. MONOYER, désigné en 1935 à la chaire de Morphologie végétale et de Systématique successivement occupée par MM les Prof. A. GRAVIS et H. LONAY, a bien voulu, comme Directeur du service de Morphologie, participer à l'organisation des Archives de l'Institut de Botanique.

M. PREVOT, Assistant, assurera dorénavant les fonctions de Secrétaire.

Ray BOUILLENNE

Directeur de l'Institut et du Jardin de Botanique.
Professeur de Botanique générale
et de Physiologie Végétale.

Correspondances et échanges :
Dr. P. PREVOT, Secrétaire des Archives
3, rue Fusch, Liège (Belgique)

Hyacinthe LONAY

Le 21 octobre 1934, après une courte maladie, s'éteignait, à l'âge de 63 ans, le Professeur Hyacinthe LONAY, Directeur du Laboratoire de Morphologie végétale et de Systématique.

Elève du Professeur A. GRAVIS qui l'avait autrefois choisi comme Assistant, Hyacinthe LONAY s'acquitta de cette tâche avec zèle.

Il fut appelé en 1927 à la chaire de Morphologie et de Systématique en remplacement de son maître promu à l'éméritat.

Observateur patient et minutieux, Hyacinthe LONAY s'est surtout adonné à des travaux d'Embryologie végétale, notamment à l'étude des téguments séminaux.

Savant modeste et plein d'affabilité, sa disparition a été vivement ressentie par tous ceux qui l'ont connu.

Prof. A. MONOYER



Digitized by the Internet Archive
in 2025

Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* L.

(Première note.)

par M^{me} M. BOUILLENNE et RAY. BOUILLENNE.

A. — EXTRACTION ET DOSAGE DES SUCRES SOLUBLES DANS LES EXTRAITS DE PLANTES,

Depuis quelques années, nous nous intéressons au métabolisme des plantes en rapport avec la sexualité ⁽¹⁾ ⁽²⁾. Cette question, qui semble résolue en ce qui concerne les animaux ⁽³⁾, n'a encore été que très peu étudiée en physiologie végétale; et parmi les expériences publiées, plusieurs sont à rejeter, car leurs auteurs n'ont pas tenu compte du cycle de développement des individus étudiés.

On admet généralement, en physiologie végétale, que les sucres solubles constituent le matériel métabolique directement et immédiatement accessible ⁽⁴⁾. L'étude de leurs variations donnera donc assez fidèlement l'image de l'activité d'un végétal aux différentes étapes de son développement et constituera une vérification des résultats obtenus par l'étude des échanges gazeux. Nous publierons incessamment les nouvelles expériences réalisées dans ce but sur *Mercurialis perennis*, mâle ou femelle.

Au préalable, il nous paraît utile de décrire et préciser la valeur des techniques employées pour les dosages des sucres.

(1) RAY. et M. BOUILLENNE, *Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* (Cl. des Sc.), **16**, 8, 1047; 1930.

(2) IDEM, *ibid.*, **17**, 7; 1931.

(3) JOYET-LAVERGNE, *La Physico-chimie de la Sexualité*. Berlin, 1931.

(4) LOOMIS, etc., Report of the Committee on methods of Chemical Analysis of the Am. Soc. of Plant Physiologists. (*Plant Physiology*, **11**, 195; 1927.)

*
* *

Nous entreprenons donc ici de résumer nos nombreux essais pour l'établissement des procédés d'extraction et de dosage des sucres solubles dans les extraits de plantes, en faisant remarquer que nos résultats sont uniquement comparatifs, tout comme la plupart des déterminations de physiologie animale.

En effet, ces méthodes ne peuvent pas être considérées comme donnant des résultats de valeur absolue; elles mettent en œuvre des procédés plus ou moins empiriques; elles exigent, dans tous les cas, une minutieuse description de la technique. Par exemple, la détermination du glucose dans le sang est aujourd'hui acceptée comme une opération classique dans les laboratoires de physiologie, après avoir provoqué l'apparition de nombreux procédés de semi-micro et microdosages du glucose, elle donne en physiologie et en pathologie des indications précieuses; elle comporte cependant des erreurs, car, en même temps que le glucose, elle dose des substances réductrices que les défécants ordinaires ne précipitent pas : amino-acides, phénols, glutathion ⁽⁵⁾, ainsi que des sucres non fermentescibles ⁽⁶⁾ ⁽⁷⁾.

Benedict ⁽⁸⁾ propose le terme *saccharoïdes* pour désigner toutes ces substances non fermentescibles qui constituent avec le glucose le pouvoir réducteur du sang.

En ce qui concerne les expériences de physiologie végétale, le problème se complique de la diversité des radicaux sucrés que l'on peut trouver dans les plantes sous forme de sucres libres ou de composés glucosidiques hydrolysables.

Il s'impose donc, comme le dit très bien Loomis ⁽⁴⁾, de

⁽⁵⁾ HÖLDEN, H. F., *Bioch. Journ.*, **20**, 263; 1926.

⁽⁶⁾ VAN SLYKE & HILLER, *ibid.*, **68**, 323; 1926.

⁽⁷⁾ FOLIN & SVEDBERG, *Journ. Biolog. Chemistry*, **70**, 419; 1926.

⁽⁸⁾ BENEDICT, *ibid.*, **92**, 141; 1931.

connaître préalablement la plante que l'on travaille et d'adapter le procédé d'extraction et de dosage du matériel métabolique à la constitution des principales réserves sucrées. L'étude de la variation des teneurs en glucosides peut parfois fournir des renseignements valables sur le cycle métabolique d'une plante, ainsi que l'indique le travail fait par Harvey ⁽⁹⁾ sur les réserves glucosidiques dans les bourgeons de pommier. En général cependant, on considère les glucosides comme n'ayant que peu ou pas de rôle physiologique.

En conformité avec les décisions du Comité des méthodes officielles de l'« American Society of Plant Physiologists », nous appelons sucres ou carbohydrates solubles le matériel sucré extractible directement par l'eau ou l'alcool sans hydrolyse préalable. Les carbohydrates insolubles sont constitués par le matériel sucré, qui exige l'hydrolyse avant d'être extrait quantitativement par l'eau ou l'alcool.

Dans la première catégorie nous trouverons donc : a) les sucres proprement dits : monoses, bi ou trisaccharides et les glucosides solubles dans l'eau ou l'alcool à 70-80°; b) les sucres facilement hydrolysables, solubles dans l'eau (pour la plupart sous forme de suspension), insolubles dans l'alcool fort. Cette catégorie peut être schématisée comme ci-dessous :

Carbohydrates insolubles dans l'alcool fort (70-80°), en solution ou suspension dans l'eau ou l'alcool dilué (10°).	solubles dans l'alcool à 10 %.	dextrines.....	{ non précipitables par acétate basique de plomb.
		inuline.....	{ précipitables par acétate basique de plomb (*).
	insolubles dans l'alcool à 10 %.	pectines solubles	{ précipitables par acétates neutre ou basique de plomb.
		gommes hemicelluloses	{ précipitables par acétate neutre et par acétate basique de plomb.

(9) HARVEY, Phloridzin. *Oregon Agr. Exp. Stat. Bull.*, 3, 215; 1923-1925.

(*) Haas et Hill ⁽²¹⁾ indiquent cependant que l'inuline n'est pas précipitable par l'acétate basique de plomb.

Au sujet de la seconde catégorie, nous devons attirer l'attention sur le cas particulier de l'amidon, dont Loomis ne parle point dans son rapport. L'amidon, par son rôle physiologique et ses réactions, doit évidemment être rangé à côté des dextrines qui l'accompagnent presque toujours ⁽¹⁰⁾.

Le traitement par l'eau bouillante de petites quantités de tissus végétaux ne contenant guère d'amidon, fait passer ce dernier avec les suspensoïdes et les carbohydrates solubles. Dans le cas où l'étude porte sur des organes de réserves bourrés d'amidon, le refroidissement de la solution aqueuse peut le déposer partiellement à côté des carbohydrates insolubles, hémi-celluloses, gommés, matières pectiques, etc...

Le traitement par l'alcool très dilué (10-15 %) laisse l'amidon avec les résidus insolubles.

EXTRACTION DES CARBOHYDRATES SOLUBLES

Pour toutes les recherches sur matières sucrées que nous avons entreprises en relation avec les études physiologiques faites à l'Institut de Botanique (sur *Mercurialis annua*, *M. perennis*, *Begonia Rex*, *Bryonia dioica*), où nous n'avons à notre disposition que de très petites quantités de tissu végétal, nous employons la technique suivante : le matériel végétal frais est finement découpé dans de l'eau bouillante contenant un peu de Ca Co_3 . La température d'ébullition est maintenue pendant 3-5 minutes. On décante rapidement; les tissus découpés sont ensuite broyés au mortier, repris par quelques c.c. d'eau bouillante et soumis à nouveau à l'ébullition pendant 3 minutes. L'opération est répétée une fois encore. Les différentes portions d'extraits sont réunies. Après refroidissement, l'extract est filtré, les résidus d'extraction rincés sur filtre

⁽¹⁰⁾ DAVIS & SAWYER, *Journ. Agric. Sci.*, 7, 352-384; 1916.

jusqu'à extraction complète du matériel soluble. Le filtrat total est amené à un volume déterminé.

L'extraction, d'abord par l'alcool bouillant additionné de CaCO_3 , puis par l'eau, présente pour nous un grand inconvénient.

La quantité de matériel à traiter dans la plupart des recherches physiologiques entreprises est très minime et le traitement préalable par l'alcool exige des manipulations et changements de récipients qu'il convient d'éviter dans les micro ou semi-microdéterminations (*).

L'extrait aqueux obtenu est divisé en deux parties pour la détermination du pouvoir réducteur avant et après hydrolyse.

S'il s'agissait de déterminer séparément les monoses, les bi ou trisaccharides (saccharose, maltose, etc.) et les poly-saccharides (dextrines, inuline, etc.), l'extraction successive à l'alcool fort (80°), puis à l'eau ou l'alcool à 10 % est tout indiquée. Mais, momentanément tout au moins, nous ne nous intéressons qu'au mouvement des sucres solubles dans les végétaux étudiés.

Pour la discussion des avantages et désavantages de l'une et l'autre méthode, nous renvoyons à l'excellent article cité plus haut (⁴). Le mode d'extraction dépend avant tout du matériel à traiter et de la nature des substances à doser.

On trouvera au tableau I les résultats de quelques essais comparatifs de dosage des sucres solubles sur différents extraits alcooliques ou aqueux :

Deux plantes de *Mercurialis perennis* I et II, de sexe indéterminé, sont divisées chacune en deux lots A et B aussi semblables que possible.

Ces deux lots d'une même origine sont extraits, l'un par l'eau bouillante, l'autre par l'alcool bouillant, puis

(*) L'extrait obtenu par l'alcool bouillant doit être distillé sous pression réduite jusqu'à évaporation totale de l'alcool, puis repris par l'eau et amené en ballon jaugé.

par l'eau bouillante. Dans les liquides extractifs de la plante I on ajoute un peu de CaCO_3 , tandis que pour les deux lots de la plante II on ne neutralise pas les acides organiques.

TABLEAU I.

<i>Mercurialis perennis.</i>	POIDS FRAIS DES LOTS	MODE D'EXTRACTION.	Sucres réducteurs avant hydrolyse en gr. de glucose.	Sucres réducteurs totaux après hydrolyse en gr. de glucose.
Plante I avec CaCO_3	A) 5 gr. 78.....	eau.....	0.562 %	1.747 %
	B) 8 gr. 33....	1 ^{re} extraction, alcool 80° ...	0.600 %	1.610 %
		2 ^{me} extraction, eau	0	indosable.
Plante II sans CaCO_3	A) 7 gr. 81.....	eau.....	0.690 %	1.330 %
	B) 7 gr. 18....	1 ^{re} extraction, alcool 80° ...	0.524 %	1.263 %
		2 ^{me} extraction, eau	0	indosable.

On remarque que dans la plante I, traitée par CaCO_3 , la quantité de sucre réducteur avant hydrolyse est légèrement plus élevée dans l'extract alcoolique que dans l'extract aqueux. Ce résultat, que l'on obtient régulièrement, est dû à l'hydrolyse d'une petite quantité de polysaccharide pendant la distillation de l'alcool d'extraction. Par contre, si les acides ne sont pas préalablement neutralisés (plante II), la quantité de sucre réducteur avant hydrolyse est assez bien plus élevée dans l'extract aqueux que dans l'extract alcoolique (hydrolyse pendant le traitement par l'eau bouillante). La quantité de sucres réducteurs obtenue par l'hydrolyse de l'extract aqueux est toujours plus grande que celle donnée par l'hydrolyse de l'extract alcoolique, ce qui est logique. Dans le cas de *Mercurialis perennis* cepen-

dant, cette différence est assez minime, parce que, comme l'a montré une très belle étude de Gillot ⁽¹²⁾, la plus grande partie du matériel sucré soluble de réserve dans *Mercurialis* est constituée de saccharose et de maltose.

Dans des essais similaires sur feuilles d'*Aspidistra*, nous avons également obtenu des résultats très analogues :

SUCRES RÉDUCTEURS (GR. %) AVANT ET APRÈS HYDROLYSE.

A. Extrait aqueux (avec CaCO_3) . .	0,76	4,556
B. Extrait alcoolique (avec CaCO_3) .	0,82	4,342

HYDROLYSE DES CARBOHYDRATES SOLUBLES

L'hydrolyse par les acides utilisés en assez forte concentration (4 à 5 %) amène une destruction de glucose et surtout de lévulose ⁽¹³⁾ ⁽¹⁴⁾ ⁽¹⁵⁾. Shriner ⁽¹⁶⁾, en utilisant HCl à 0.5 % pour l'hydrolyse de l'amidon, a trouvé encore une destruction considérable de glucose.

Les chiffres donnés par cet auteur nous paraissent élevés.

De nombreux essais avec HCl ou H_2SO_4 , à différentes concentrations, nous ont amenés à donner la préférence à H_2SO_4 . Pour les extraits de *Mercurialis*, facilement hydrolysables, nous utilisons H_2SO_4 à 0.4 % (25 cc. de liquide extractif + 2 cc. H_2SO_4 N.). L'hydrolyse est terminée après 30 minutes, les extraits étant maintenus pendant ce temps à la température de 80°.

Pour vérifier que, dans ces conditions expérimentales, il n'y a pas destruction de glucose ni de lévulose, voici comment nous opérons :

Une solution de glucose purissime, contenant par cc. 1 mg. de glucose, est préparée. On en prélève diffé-

(12) GILLOT, *Recherches chimiques et biologiques sur le genre Mercurialis*. Nancy; 1925.

(13) DAVIS & DAISH, *Journ. Agric. Sc.*, **5**, 437; 1913.

(14) NOYES, *Journ. Amer. Chem. Soc.*, **26**, 266; 1904.

(15) THOMAS, *ibid.*, **46**, 1670; 1924.

(16) SHRINER, *Plant Physiology*, **7**, 541; 1932.

rents échantillons de 5 cc. qui sont additionnés respectivement de :

Flacon 1 . . . 2 cc. H₂SO₄ N. + 18 cc. H₂O
 Flacon 2 . . . 4 cc. H₂SO₄ N. + 16 cc. H₂O
 Flacon 3 . . . 8 cc. H₂SO₄ N. + 12 cc. H₂O
 Flacon 4 . . . 10 cc. H₂SO₄ N. + 10 cc. H₂O
 Flacon 5 . . . 2 cc. H₂SO₄ N. + 18 cc. H₂O (contrôle)

On prépare de même une solution de saccharose, à la concentration de 1 mgr. par cc. Dans quatre échantillons de 5 cc. (flacons 6, 7, 8, 9) on ajoute respectivement 2, 4, 8, 10 cc. de H₂SO₄ N. et les quantités de H₂O pour obtenir dans chaque flacon un volume de 25 cc. Tous les flacons, sauf le n° 5, sont soumis à la température de 80° pendant une demi-heure, au bain-marie; puis les liquides sont refroidis, neutralisés par des quantités de NaOH N. correspondant aux quantités d'acide ajoutées et amenés au volume final de 50 cc.

Le contenu de chaque flacon est dosé par la méthode de Folin-Wu.

TABLEAU II.

	Etalon 0.2 mgr. glucose.	Glucose n° 1.	Glucose n° 2.	Glucose n° 3.	Glucose n° 4.	Glucose n° 5.	Saccharose n° I.	Saccharose n° II.	Saccharose n° III.	Saccharose n° IV.
Lectures au colorimètre . . .	20	19.8	19.8	20	19.75	19.8	19.75	20	19.8	20 ^{1/4}
	$x =$	$\frac{0.2 \times 20}{19.8}$								
Valeurs de x en mgr.	0.2	0.202	0.202	0.200	0.202	0.202	0.202	0.200	0.202	0.197

Même avec une concentration d'acide sulfurique à 2 %, il n'y a pas de destruction de glucose; tandis qu'avec cette même concentration il paraît y avoir une légère perte de lévulose.

(Pour les 4 derniers flacons, on devrait trouver $x=0.1995$. En effet, 0.200 de saccharose correspondent à 0.210 de sucre interverti, dont 0.105 de lévulose. Or, d'après Klein, le pouvoir réducteur du lévulose pour la solution cuivrique de Folin-Wu est 0.90 de celui du glucose; $0.105 \times 0.90 = 0.0945$; $0.105 + 0.0945 = 0.1995$).

DEFÉCATION DES EXTRAITS

Comme agent de défécation, nous utilisons l'acétate de plomb neutre, qui possède approximativement les mêmes propriétés précipitantes que l'acétate basique de Pb. et n'a, contrairement à ce dernier, aucune action sur le lévulose. De plus, l'acétate basique de Pb. peut précipiter de la solution certains composés, comme l'inuline, qui doivent évidemment être considérés comme matériel sucré soluble et que l'on perdrait dans ce cas.

Cependant, l'acétate neutre de plomb ne précipite que les glucosides à réaction acide. Mais, dans notre matériel de *Mercurialis perennis* il n'y a pas de glucosides en quantités appréciables, ainsi que l'indiquent les travaux de Gillot ⁽¹²⁾.

Pour le matériel végétal que nous traitons, nous essayons en général l'hydrolyse avant et après défécation.

L'extrait déféqué est ensuite filtré et le filtrat est débarrassé du plomb en excès.

Comme déplombant, nous avons essayé la plupart de ceux généralement employés : Na_2CO_3 , NaH_2PO_4 ⁽¹⁷⁾, Na_2HPO_4 ⁽¹⁸⁾, $\text{K}_2\text{C}_2\text{O}_4$.

NaH_2PO_4 donne à la solution déplombée une réaction acide; $\text{K}_2\text{C}_2\text{O}_4$ ne nous a pas paru un excellent déplombant : dans certains cas, on obtient des précipités avec les solutions cuivriques oxydantes (déplombage insuffisant).

Na_2HPO_4 est un bon déplombant, de même que Na_2CO_3 .

⁽¹⁷⁾ ENGLIS & TSANG, *Journ. Amer. Chem. Soc.*, **44**, 865; 1922.

⁽¹⁸⁾ SAWYER, *Journ. Amer. Chem. Soc.*, **26**, 1631; 1904.

L'un et l'autre étant alcalins peuvent agir comme dénaturants des sucres réducteurs, surtout du lévulose. Il faut donc les employer avec beaucoup de prudence.

Cependant, on arrive à déplomber entièrement la solution sans amener une destruction de glucose ou de lévulose, comme nous l'avons vérifié sur des solutions de sucre interverti (voir tableau III).

Quel que soit le déplombant employé, la première et la plus importante précaution à prendre est d'éviter l'excès de déplombant, excès qui souvent peut fausser les résultats des opérations de dosage (par exemple dans le dosage par le procédé Shaffer-Hartman, où un excès d'alcali neutralisant H_2SO_4 , ajouté après réduction du $CuSO_4$, empêche la libération de l'iode non utilisé) (*).

TABLEAU III.

DÉPLOMBANTS.	Na_2CO_3	Na_2HPO_4	OXALATE K
Quantité de sucres réducteurs trouvés	12 mgr. 2	12 mgr. 5	12 mgr. 3

L'extrait déplombé est filtré et le filtrat amené à volume connu.

Avant la dernière filtration nous ajoutons au mélange un peu de charbon animal. Ce dernier achève la décoloration de nos extraits.

PROCEDES DE DOSAGES

On trouvera dans le *Handbuch der Pflanzen Analyse* ⁽¹⁹⁾ le relevé complet de toutes les méthodes de micro et semi-microdosage de matières sucrées réductrices

(*) C'est vraisemblablement une des raisons pour lesquelles certains auteurs ont enregistré avec ce procédé des résultats irréguliers sur les extraits végétaux.

⁽¹⁹⁾ KLEIN, *Handbuch der Pflanzen Analyse*, 4 vol., Julius Springer, Vienne; 1931-1932.

dans des extraits végétaux, ainsi que le pouvoir comparatif d'oxydation sur les différents sucres (glucose=100) des principales solutions oxydantes employées. La précision et la sensibilité de ces méthodes y sont également discutées.

Étant donnée la quantité considérable d'analyses que nous sommes obligés d'exécuter dans nos recherches physiologiques, nous avons choisi deux méthodes que nous employons simultanément en contrôles réciproques : la méthode colorimétrique de Folin-Wu, basée sur l'intensité de la couleur bleue due à la réduction de l'acide molybdique par le Cu. réduit, et une méthode titrimétrique directe (titrage iodométrique) de Shaffer-Hartman⁽²⁰⁾. Cette méthode est une modification de la méthode Munson-Walker, appliquée au dosage de très petites quantités de sucres dans les extraits végétaux ou les liquides biologiques animaux.

Elle est d'une sensibilité et d'une précision remarquables : le titrage de l'iode en excès se fait par une solution 5/1000 N. d'hyposulfite avec une goutte d'iodure d'amidon comme indicateur.

Le Comité américain des méthodes officielles la déconseille, comme donnant des résultats irréguliers sur le matériel végétal. Cependant, d'autres physiologistes⁽¹⁶⁾ la recommandent. D'après ces derniers auteurs, cette méthode donne, appliquée aux réducteurs du sang, les mêmes résultats exprimés en glucose que la méthode de Folin-Wu.

Dans l'une et l'autre méthode le pouvoir réducteur est exprimé en glucose.

La nouvelle méthode de Benedict⁽⁸⁾ au bisulfite donne des résultats plus faibles que la méthode Folin-Wu. On en trouvera l'explication dans l'article de Benedict cité plus haut et dont voici la substance : « Le nouveau réactif de

(20) SHAFFER-HARTMANN, *Journ. Biol. Chem.*, **45**, 349-390; 1921.

Benedict augmente le pouvoir réducteur du glucose par rapport aux autres réducteurs non fermentescibles, saccharoïdes : glutathion, phénols, etc.; de sorte que, en présence d'assez bien de glucose, ceux-ci n'ont guère d'effet sur la solution cuivrique ».

Benedict propose de faire deux dosages avec sa nouvelle solution, l'un en présence de bisulfite, l'autre sans bisulfite. Dans ce dernier cas, on obtient les mêmes résultats que par la méthode de Folin-Wu. La différence donne le contenu en saccharoïdes.

On constatera en effet, au tableau IV, qu'il y a d'assez grandes différences entre les chiffres obtenus par les deux procédés, notamment dans les sucres totaux exprimés en glucose. Or, ces différences sont proportionnellement du même ordre de grandeur que celles fournies dans l'analyse du sang par Benedict. Nous reviendrons sur ce sujet dans un prochain article.

TABLEAU IV.

Numéro des extraits de plantes.	Sucres réducteurs exprimés en gr. de glucose: A) Avant hydrolyse. B) Après hydrolyse.	Hartman.	Folin.	Benedict.	Différence entre les deux dernières méthodes.
1	A	0.486 %	0.466 %	0.458 %	0.008
	B	0.240	2.380	2.016	0.364
2	A	0.619	0.521	0.442	0.079
	B	—	1.874	1.491	0.383
7	A	0.781	0.618	0.549	0.069
	B	2.902	2.708	2.383	0.325
5	A	0.769	0.700	0.600	0.025
	B	2.544	2.404	2.155	0.249
6	A	0.507	0.493	0.418	0.075
	B	1.825	1.678	1.500	0.178

VERIFICATION DES PROCÉDES

Nous avons appliqué aux différents procédés utilisés dans nos travaux la méthode de vérification classique, par variation des concentrations de quantités connues de sucres.

Les résultats sont suffisamment concordants; il fallait s'y attendre d'ailleurs, étant donné le nombre de travaux déjà publiés en physiologie animale.

Comme on trouve assez peu de littérature scientifique sur ce même sujet en physiologie végétale et que les extraits végétaux diffèrent des liquides biologiques animaux, le travail du contrôle de la technique de dosage nous a paru nécessaire. Nous donnons un exemple de ce contrôle.

On soumet au dosage une série de solutions de saccharose :

Flacon 1 . . eau	25 cc. + 2 mgr. saccharose
Flacon 2	25 cc. + 4 mgr. saccharose
Flacon 3	25 cc. + 8 mgr. saccharose
Flacon 4	25 cc. + 10 mgr. saccharose
Flacon 5	25 cc. + 20 mgr. saccharose

Après hydrolyse et neutralisation, toutes les solutions sont amenées au volume de 50 cc.. Le tableau V donne les quantités de sucre retrouvées par la méthode de Folin-Wu.

Ensuite, on prélève des volumes connus d'un extrait de plante, on y ajoute diverses quantités de glucose ou de saccharose.

Voici, à titre d'exemple, une vérification de sucres réducteurs : D'un extrait de plantes de *Mercurialis perennis*, on prélève les échantillons suivants auxquels on ajoute :

- 1^{er} flacon : 35 cc. extrait + 5 mgr. glucose
- 2^e flacon : 35 cc. extrait + 5 mgr. saccharose
- 3^e flacon : 35 cc. extrait + 0 sucre
- 4^e flacon : 35 cc. eau + 5 mgr. glucose purissime

TABEAU V.

	ÉTALONS		1 2 cc. solution.	2 2 cc. solution.	3 1 cc. solution.	4 1 cc. solution.	5 ½ cc. solution.
	0.2 mgr. glucose.	0.1 mgr. glucose.					
Lectures au colorimètre.			24.9				
1		20	25				
2	20	}		25	25.2	20.2	20
				25	25	20.0	20
Valeur de x .			0.0801	0.16	0.159	0.199	0.2
Quantité de sucre retrou- vée (mgr.).			2.005	4	7.95	9.95	20

Les quatre solutions sont traitées par les moyens ordinaires de purification : acétate de plomb, Na_2CO_3 , charbon, puis les filtrats amenés à 50 cc. Un cinquième flacon contient, pour 50 cc., 5 mgr. de glucose purissime + 0 gr. 050 de Na_2CO_3 .

Par la méthode de Folin-Wu on trouve les chiffres suivants :

Sucres réducteurs con-
tenus dans 35 cc. d'extrait
calculés en glucose.

Flacon 1 : trouvé en glucose : 12,15 mgr. 7,14 mgr.

Flacon 2 : trouvé en glucose : 7,50 mgr. 7,50 mgr.

Flacon 3 : trouvé en glucose : 7,70 mgr. 7,70 mgr.

Flacon 4 : trouvé en glucose : $\left\{ \begin{array}{l} 4,75 \text{ mgr.} \\ 5,25 \text{ mgr.} \end{array} \right\}$ moyenne 5,00 mgr.

Flacon 5 : trouvé en glucose : 4,90 mgr.

Du même extrait (I) on prélève des échantillons de 25 cc. auxquels on ajoute :

Flacon 1 25 cc. + 2,50 mgr. saccharose

Flacon 2 25 cc. + 5,00 mgr. saccharose

D'un autre extrait (II) :

Flacon 3 25 cc. + 2,00 mgr. saccharose

Flacon 4 25 cc. + 4,00 mgr. saccharose

Flacon 5 25 cc. + 1,00 mgr. glucose

Flacon 6 25 cc. eau + 5 mgr. saccharose

Tous les échantillons sont soumis à la technique ordinaire de l'hydrolyse, de la purification, etc., puis amenés à 50 cc. et dosés.

On trouve (méthode de Folin-Wu) :

	Réducteurs trouvés (calculés en glucose)	Sucres totaux calculés en glucose pour 25 cc. d'extrait	
1	24,00 mgr.	21,21 mgr.	} extrait I
2	27,00 mgr.	21,42 mgr.	
3	34,20 mgr.	31,97 mgr.	} extrait II
4	36,30 mgr.	31,76 mgr.	
5	33,10 mgr.	32,20 mgr.	
6	5,58 mgr.		

VALEUR DES RESULTATS

Nos résultats, tout comme ceux des déterminations du « sucre » du sang, sont uniquement comparatifs. Le calcul en « glucose » des extraits végétaux déféqués et hydrolysés amène des erreurs inévitables.

Pour les liquides biologiques animaux une erreur considérable est due à la détermination comme matériel sucré des réducteurs amino-acides et autres qui existent dans le sang et qu'aucun défécant n'enlève (la méthode de défécation au zinc enlève le glutathion).

D'après Holden ⁽⁵⁾, 15 % du « sucré » trouvé dans les

liquides biologiques sont dus à des amino-acides. Si nous examinons les chiffres donnés par Benedict pour le sang, nous trouvons en effet un contenu en saccharoïdes du même ordre de grandeur.

Pour les extraits végétaux, cette cause d'erreur est moins à craindre : on sait, en effet, que les amino-acides n'existent pas à l'état libre dans les tissus végétaux, sauf dans les plantules en germination (Haas et Hill) (21).

Cependant, une erreur est introduite dans nos déterminations de sucres réducteurs avant hydrolyse. Le pouvoir réducteur, en effet, y est exprimé en glucose. Or, une partie est due au maltose, que l'on rencontre généralement à côté du glucose et du saccharose dans *Mercurialis perennis*. Le pouvoir réducteur du maltose, pour les solutions oxydantes que nous employons, est inférieur à celui du glucose. Nous tirons du traité de Klein les chiffres suivants :

POUVOIR RÉDUCTEUR.	Solution de Folin-Wu.	Solution de Shaffer- Hartman.	Solution de Benedict.
Glucose	100	100	100
Lévulose	90	90	99
Maltose	40	42 (*)	82

La présence de maltose dans les extraits végétaux est considérée comme un indice de manipulations défectueuses (Loomis) (4). En général, on ne rencontre ce dernier sucre à l'état libre que dans les plantules de graines amidonnées en voie de germination.

Cependant, nous avons vérifié les expériences de Gillot et identifié du maltose dans des extraits de plantes de *Mercurialis perennis*, après avoir pris toutes précautions

(21) HAAS & HILL, *An Introduction to the Chemistry of Plant Products*. New-York, 1928.

(*) SHRINER (16), par contre, indique pour le pouvoir réducteur du maltose comparé à celui du glucose : 0.61.

pour empêcher l'action des diastases sur les amidons et les dextrines.

Aussi, nous n'accorderons pas une grande importance au cours de notre travail aux dosages des sucres réducteurs avant hydrolyse.

La vérification de la nature sucrée des substances dosées par nos méthodes a été effectuée avec le procédé ordinaire de fermentation (voir Folin et Svedberg) (7).

Nous effectuons, sur tous nos extraits hydrolysés, deux dosages de sucre, l'un avant fermentation par la levure purifiée, l'autre après fermentation :

On ajoute 2-3 gr. de levure à l'extrait; on laisse agir à température de 37°, pendant 15 à 30 minutes. On enlève la levure par du kaolin ou du talc et l'on détermine le pouvoir réducteur.

Nous avons fait une série d'essais pour vérifier que :

1° La destruction du glucose ou du lévulose par la levure est complète;

2° La levure elle-même ne laisse dans la solution, après défécation, aucun produit influençant la liqueur cuivrique oxydante;

3° Les produits de la fermentation des sucres sont sans action sur les solutions cuivriques utilisées.

Si l'on soumet au dosage par le procédé de Folin ou Shaffer-Hartman les liqueurs suivantes en regard d'étalon de glucose purissime à 0.2 mgr. ou 0.05 mgr., on trouve :

		Etalon 0.2 glucose.	Etalon 0.05 glucose.	0.2 glucose après fermentation.	Extrait de Mercuriale après fermentation.	Eau plus levure.	Alcool à 1 %	Glycocolle à 0.4 %	Glucose 0.2 mgr. plus talc.
Lectures au colorimètre.	1.	20		indo- sable.	indo- sable.	0 colora- tion.	0 colora- tion.	20.5	20.3
	2.		20	»	»	»	»		

L'évaluation du sucre non fermentescible exige des solutions extractives beaucoup plus concentrées. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet dans une autre publication (*). En tous cas, l'erreur due à l'évaluation en glucose de substances non fermentescibles dans les extraits étudiés peut être momentanément négligée.

(Institut de Botanique de l'Université de Liège.)

(*) Nous publierons prochainement les résultats comparatifs par les méthodes Folin-Wu et Benedict (nouvelle méthode) de microdosages d'extraits fermentés.



Les sucres solubles dans *Mercurialis Perennis* L.,

par M. et R. BOUILLENNE

(Deuxième note) (1).

**B. — NATURE DES SUCRES SOLUBLES ET LEURS QUANTITÉS
RESPECTIVES DANS LES DEUX SEXES**

Dans une précédente publication (1), nous avons exposé les techniques que nous avons utilisées depuis 1929, pour l'évaluation des sucres solubles des deux espèces indigènes de *Mercurialis* : *M. annua* et *M. perennis*. Ces techniques comportent :

1° La destruction des ferments sur le matériel frais, préalablement à toute autre manipulation.

2° L'extraction des sucres solubles dans l'alcool à 80° ou l'eau.

Mason et ses collaborateurs (2), dans leurs remarquables études sur le Coton, emploient une méthode d'extraction toute différente pour les sucres solubles : les tissus sont rapidement coupés, puis congelés à —16° C. pendant 24 heures; ensuite la masse est comprimée pour en extraire la sève; la sève est déféquée à l'acétate neutre de Pb, déplombée à l'oxalate de K et, sur le liquide purifié, la

(1) M. et R. BOUILLENNE, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, séance du 1^{er} juillet 1933, pp. 849-866.

(2) PHYLLIS et MASON, *Amer. Journ. Bot.*, 47, 598, 1933.

détermination des réducteurs est faite avant et après hydrolyse par invertase ou HCl N. à 27° C.

Voici quelques chiffres, donnés à titre comparatif, par les auteurs :

	Sucres réducteurs.		Saccharose.		Polyglucose.		Total.
Congélation... ..	0.44	0.45	0.39	0.39	0.12	0.17	0.95
Alcool	0.27	0.26	0.41	0.40	0.11	0.14	0.79
Eau... ..	0.43	0.44	0.34	0.36	0.24	0.30	1.01

La fraction polyglucosique dans l'eau est plus élevée; la fraction sucres réducteurs est plus faible dans l'alcool par disparition du sucre, qui, d'après ces auteurs, serait détruit pendant l'ébullition de l'alcool. Nous n'avons pas obtenu ce résultat en distillant sous pression réduite l'alcool d'extraction. Les auteurs emploient la micro-méthode Shaffer-Hartman pour l'estimation du pouvoir réducteur des solutions.

3° La détermination du pouvoir réducteur avant et après hydrolyse.

4° La détermination du pouvoir réducteur après fermentation des extraits par la levure de bière purifiée : cette fermentation permet l'évaluation du matériel réducteur non sucré, pour lequel Benedict (³) a proposé le nom de « saccharoïde ».

*
* *

Suivant Benedict, la méthode de dosage des sucres réducteurs, par la liqueur à l'alanine-bisulfite, dose uniquement les sucres dans les liquides extractifs d'animaux. Elle ne dose pas les saccharoïdes, que la plupart des autres techniques titrimétriques et notamment la méthode de Folin-Wu évaluent en sucres.

Sur les extraits végétaux, la méthode de Benedict se

(³) BENEDICT, *Journ. Biolog. Chem.*, **92**, 141, 1931.

montre très précise, très régulière; elle donne des résultats généralement inférieurs à ceux donnés par la méthode Folin-Wu, que nous utilisons depuis plusieurs années et dont l'emploi s'est d'ailleurs généralisé dans les laboratoires de physiologie végétale.

Il était intéressant de voir si, dans des extraits végétaux, il serait possible de déduire la quantité de saccharoïdes en appliquant simultanément les deux méthodes.

*
* *

En continuation de notre travail sur les sucres solubles de *Mercurialis perennis*, notre intention est donc :

1° De comparer les deux méthodes de Folin-Wu et de Benedict, au sujet du contenu en « saccharoïdes ».

2° D'essayer, au moyen de ferments, invertase (saccharase) et maltase (glucomaltase), de déterminer le pourcentage de saccharose et de maltose, en fonction du sexe et aux différents stades de végétation. On sait, en effet, depuis les recherches de Gillot ⁽⁴⁾, que ces deux sucres constituent le matériel soluble métabolisable de *Mercurialis perennis*.

3° De vérifier les résultats publiés par nous ⁽⁵⁾, sur l'allure du métabolisme des sucres solubles, au cours du développement de *Mercurialis perennis*, en fonction du sexe.

LE MATÉRIEL

Le matériel utilisé dans ces recherches a été récolté en novembre 1933, dans les bois de l'ancienne propriété d'Arenberg, à Marche-les-Dames, et replanté, sous couches, au Jardin Botanique de Liège, dans un terreau

(4) GILLOT, *Recherches chimiques et biologiques sur le genre « Mercurialis »*. Colin, Nancy, 1925.

(5) R. et M. BOUILLENNE et L. GHENNE, *C. R. Soc. Biol.*, **114**, 189, 1933.

mélangé de feuilles mortes, analogue à celui dans lequel les touffes ont été trouvées.

A ce moment, dans les bois, *Mercurialis perennis* n'a pas encore perdu toutes ses feuilles. Les organes aériens ne permettent plus cependant de distinguer les individus appartenant au sexe mâle ou femelle.

Mais en déterrants les rhizomes, on constate que les plantes mâles sont parfaitement reconnaissables; les boutons qui s'épanouiront au printemps prochain forment déjà de minuscules grappes, visibles à l'œil nu; le bourgeon terminal des plantes femelles contient à l'aisselle de chaque feuille une petite masse gélatineuse verdâtre, qui est l'ébauche des fleurs femelles.

Nous trouvons donc chez *Mercurialis perennis* un nouvel exemple de la formation des organes sexués primaires au cours de la période de végétation qui précède celle de la floraison.

Les conditions peu rigoureuses dans lesquelles nos plantes ont passé l'hiver ont permis un développement précoce.

Entre la mi-février et le début de mars, les pousses aériennes, courbées en crosses, sont sorties de terre.

Chez les plantes mâles, à cette époque, la grappe terminale des fleurs, déjà constituée et reconnaissable en novembre, ne semble pas avoir subi de modification autre qu'un allongement. Les fleurs, en coupes, se représentent sous le même aspect que quatre mois auparavant.

Chez les plantes femelles, on trouve des boutons floraux plus évolués que ceux observés pendant l'hiver.

Le 23 mars 1934, les tiges, dans les deux sexes, sont dressées; les feuilles sont complètement étalées; elles sont au nombre de 8 à 10 par pousse aérienne; les fleurs mâles sont très près du moment de l'anthèse; les fleurs femelles sont bien formées, avec stigmates visibles.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

1. Détermination des « saccharoïdes » dans les extraits de *Mercurialis perennis*.

Expérience du 7 février 1934.

11 gr. 650 de stolons hypogés de *Mercurialis perennis* femelles sont traités comme nous l'avons indiqué précédemment ⁽⁶⁾ et donnent un extrait aqueux de 125 cc., qui est partagé en cinq lots de 25 cc. :

1° 25 cc. pour évaluation du pouvoir réducteur avant hydrolyse;

2° 25 cc. + 2 H₂SO₄ N. pour évaluation du pouvoir réducteur total après hydrolyse;

3° 25cc. + 0,05 gr. de maltase, ferment extrait d'*Aspergillus Orizae* (le tout amené au pH.7);

4° 25 cc. + 0,05 gr. d'invertase, le tout amené au pH.5;

5° 25 cc. + 0,05 gr. de maltase + 0,05 gr. d'invertase;

6° 25 cc. eau + 0,05 gr. d'invertase;

7° 25 cc. eau + 0,05 gr. de maltase.

Les cinq derniers flacons sont soumis à la fermentation pendant 24 heures (sous toluol); l'hydrolyse par H₂SO₄, effectuée à 80° pendant 1/2 heure.

Après défécation et déplombage des différents extraits, on détermine leur pouvoir réducteur par les deux méthodes Folin-Wu et Benedict. Ensuite, à ces mêmes extraits, on ajoute de la levure de bière purifiée.

Après fermentation et enlèvement de la levure, on détermine à nouveau le pouvoir réducteur des extraits. Nous avons montré précédemment que, dans ces conditions, la levure ne laisse aucun réducteur.

⁽⁶⁾ M. et R. BOUILLENNE, *loc. cit.*, voir référence (1).

TABLEAU II.

Expérience du 7 février 1934.

Réducteurs calculés en glucose pour 100 grammes de poids frais.			Diffé- rence.	Après fermentation des extraits par la levure.		Diffé- rence.
Méthodes				Méthodes		
Folin-Wu.	Benedict.			Folin-Wu.	Benedict.	
AVANT HYDROLYSE.	1.07	0.77	0.30	0.17	0.12	0.05
APRÈS HYDROLYSE par H ₂ SO ₄ 0.5 N.	3.06	2.85	0.21	0.16	0.13	0.04
Invertase.	3.02	2.74	0.28	0.19	0.15	0.04
Maltase.	2.637	2.41	0.20	0.25	0.20	0.05
Maltase + invertase.	3.23	2.87	0.36	0.27	0.21	0.06
CONTRÔLES :						
Ferments 0gr05 seuls + eau 50 c. c.	Réducteurs dans 0gr05.					
Maltase.	0mgr755	0mgr525				
Invertase.	0mgr37					

Comme on le voit à l'examen de ce tableau, la méthode de Benedict donne des résultats toujours inférieurs à ceux de la technique de Folin-Wu. Cette différence se manifeste aussi pour les extraits d'animaux. Benedict a démontré que dans le sang humain cette différence était réellement due aux saccharoïdes (glutination, phénols, etc.), qui sont sans action appréciable sur la liqueur au bisulfite-alanine. Dans nos essais, il semble que les saccharoïdes agissent également sur la liqueur de Benedict.

Il est très possible qu'ici les réducteurs non destructibles par la levure de bière soient aussi de nature sucrée (traces de pentoses), ce qui expliquerait la sensibilité de

la méthode de Benedict aux réducteurs non fermentescibles de la levure.

Les ferments maltase et invertase employés contiennent des traces de réducteurs que n'enlèvent pas les défécants et qui augmentent donc le total des réducteurs; mais l'erreur, de ce fait, est négligeable.

2. Action des ferments.

Le deuxième point consiste à vérifier, par les ferments invertase et maltase, la nature des sucres solubles de *Mercurialis perennis*, et à essayer d'établir, par l'action différentielle de ces ferments, les concentrations de saccharose et de maltose dans les individus des deux sexes.

La vérification de la spécificité des ferments a été effectuée suivant la méthode classique.

De deux solutions à 0,2 %⁰, l'une de saccharose, l'autre de maltose purissimes, on prélève quatre échantillons de 25 cc. chacun, auxquels on ajoute respectivement au :

- 1° 0,05 gr. invertase;
- 2° 0,05 gr. maltase;
- 3° 2 cc. H₂SO₄ N;
- 4° 0.

Enfin, deux prises de 25 cc. d'eau sont additionnées, l'une de 0,05 gr. d'invertase, l'autre de 0,05 gr. de maltase, et traitées comme les solutions sucrées correspondantes, afin de pouvoir tenir compte, dans les calculs, des réducteurs laissés par les ferments dans les solutions de maltose et de saccharose.

Les solutions contenant l'invertase sont amenées au pH.5 et mises à 30°; celles qui contiennent la maltase, en milieu neutre, sont mises à 40°; l'hydrolyse est menée pendant 24 heures sous toluol. Les solutions sont ensuite purifiées.

Après neutralisation par CaCO₃ des solutions acides,

toutes les solutions sont bouillies, additionnées de kaolin et amenées à 50 cc.

La détermination des pouvoirs réducteurs des différentes solutions par la méthode de Folin-Wu et le calcul des teneurs en sucre donnent les résultats suivants (corrections faites pour les réducteurs laissés dans les solutions par les ferments) :

TABLEAU II.

	N° DES SOLUTIONS.	SACCHAROSE 2 ‰.	MALTOSE à 2 ‰.
Quantités de sucres retrouvées par la méthode de FOLIN-WU.	1 (hydrolyse par invertase).	0.205	0.228
	2 (hydrolyse par maltase).	0.170	+0.1995
	3 (hydrolyse par H ₂ SO ₄ 0.4 %).	0.202	0.200
	4 (pas d'hydrolyse).	0	0.205

Examinons d'abord les résultats qui concernent le saccharose.

Le saccharose non réducteur donne 0 au n° 4; les chiffres aux n°s 1 et 3 concordent : l'hydrolyse par l'invertase ou H₂SO₄ nous permet de retrouver, dans les solutions, une quantité de saccharose très approximativement égale à celle que nous y avons mise.

Le résultat du n° 2 montre que la maltase employée n'est pas pure ou tout au moins n'est pas une glucomaltase pure au sens que lui donne Leibowitz ^(6bis), puisqu'elle fait apparaître, dans la solution de saccharose non réductrice, des sucres réducteurs en quantité correspondant environ aux 3/5 de la concentration initiale de saccharose.

(6bis) LEIBOWITZ, J., *Z. Physiol. Chem.*, **149**, 184, 1925.

Selon Leibowitz, en effet, il existe deux sortes de maltases :

1° Dans les levures, une glucosidomaltase hydrolysant le maltose et l' α -méthylglucoside;

2° Dans *Aspergillus* (*A. Wentii*, *A. Orizae*) et dans l'orge germé, une glucomaltase hydrolysant uniquement le maltose (α -glucosido-glucose) et sans action sur le saccharose (α -glucoside β -H-fructoside).

Weidenhagen ⁽⁷⁾ a trouvé, au contraire, qu'une même enzyme α -glucosidase doit pouvoir hydrolyser maltose, saccharose et tous les α -glucosides, du moment qu'il existe un radical α -glucose fixé sur un glycone ou un aglycone.

Tauber et Kleiner ⁽⁸⁾ ont isolé de la salive et du *Bacterium coli commune* une maltase qui hydrolyse le maltose et est sans action sur le saccharose.

Nous n'entrerons pas dans la discussion du nombre de maltases existant réellement. Nous constaterons simplement que la maltase isolée de l'*Aspergillus Orizae* hydrolyse lentement à 40° et au pH.7 une solution pure de saccharose et que, par conséquent, il n'est pas possible de l'utiliser pour la détermination différentielle du saccharose et du maltose dans les extraits.

Au sujet du maltose, le tableau montre que l'hydrolyse par H_2SO_4 à 0,4 % ou par la maltase se fait parfaitement et permet de retrouver, en glucose, la quantité de sucre mise en jeu.

La teneur en maltose non hydrolysé (n°s 1 et 4) est obtenue en utilisant le facteur de multiplication 2,5. On sait que pour la liqueur de Folin-Wu le pouvoir réducteur du maltose est au pouvoir réducteur du glucose comme 40 est à 100.

Les chiffres donnés au n° 1 (0,228) sont un peu trop

(7) WEIDENHAGEN, R., *Z. Ver. deutsch. Zucker Indust.*, **79**, 115, 1929.

(8) TAUBER et KLEINER, J., *Journal Gen. Physiol.*, **16**, 5, 767, 1933.

DATES.	PHASE DE VÉGÉTATION.	SEXE.	POIDS SE % POIDS FR
4 janvier 1934.	Repos : plantes souterraines.	Mâle : fleurs formées dans les jets souterrains.	18
		Femelle fleurs non formées dans les jets souterrains.	17.7
1 ^{er} mars 1934.	Plantes en végétation : feuilles en voie d'étalement.	Mâle : feuilles jaunes.	16.04
		Mâle : feuilles vertes.	19.03
		Femelle : feuilles vertes.	16.42
23 mars 1934.	Plantes bien vertes : feuilles étalées; fleurs en boutons dans les deux sexes. Préfloraison.	Mâle.	13.35
			15.00
		Femelle.	15.4

Les chiffres en caractères gras ont servi à établir les diagrammes 1 et 2.

Les sucres solubles dans Mercurialis Perennis L.

Pouvoir réducteur calculé en glucose % gr. poids frais.		APRÈS HYDROLYSE PAR			Saccharose.	Sucres solubles calculés en glucose % gr. poids sec.
AVANT HYDROLYSE.		H ₂ SO ₄ 0.4 %.	invertase.	invertase + maltase.		
lin-Wu	1.39	3.71	3.31	3.77	1.82	20.5
lin-Wu	0.97	3.06	2.86	3.23	1.89	17.8
enedict	0.77	2.75	2.44	2.87	—	
lin-Wu	1.06	2.44	2.12	—	1.06	14.1
enedict	1.04	2.13	1.9	—	—	
lin-Wu	0.93	2.04	1.9	—	0.93	10.7
enedict	0.86	2.03	1.77	—	—	
lin-Wu	1.17	1.86	1.2	—	0.03	11.3
enedict	0.94	1.84	—	—	—	
lin-Wu	0.48	1.19	—	—	—	8.9
enedict	0.42	1.13	—	—	—	
lin-Wu	0.41	1.23	—	—	—	8.2
enedict	0.37	1.09	—	—	—	
lin-Wu	0.64	1.86	—	—	—	12
enedict	0.64	1.85	—	—	—	

forts, comme si l'invertase avait commencé l'attaque du maltose. Cependant, dans les délais de l'expérience, elle ne touche pratiquement pas au maltose. Elle peut donc servir au dosage du saccharose de nos extraits.

Les résultats du tableau II, concernant le saccharose et le maltose mis en présence des différents ferments, nous engagent à conclure que dans un mélange de saccharose et de maltose notre maltase ne peut servir à doser séparément ces deux sucres, puisqu'elle hydrolyse à la fois le maltose, comme c'est normal, et le saccharose, en partie.

Nous avons donc abandonné l'usage de la maltase, sauf dans deux cas, où nous avons alors employé les deux ferments à la fois, pour l'hydrolyse totale des extraits. (Voir tableau III.)

**3. Les sucres solubles dans les extraits de *Mercurialis perennis*,
à différents stades et dans les deux sexes.**

Nous avons effectué trois séries d'analyses comportant la détermination des poids secs, des sucres réducteurs, des sucres totaux solubles calculés en glucose, sur des extraits de plantes mâles ou femelles aux époques suivantes :

1° 4 janvier 1933, les plantes sont en repos.

2° 1^{er} mars 1933, les plantes sont en végétation : les feuilles verdissent et s'étalent progressivement. Les fleurs femelles sont reconnaissables.

3° 23 mars 1934, les plantes ont 8 à 10 feuilles; les fleurs femelles sont bien formées, 2 stigmates visibles. Les plantes mâles sont soigneusement choisies pour avoir des tiges portant des fleurs très proches de l'anthèse.

Comme pour les expériences précédentes, nos analyses ont porté sur les stolons hypogés et les pousses feuillées.

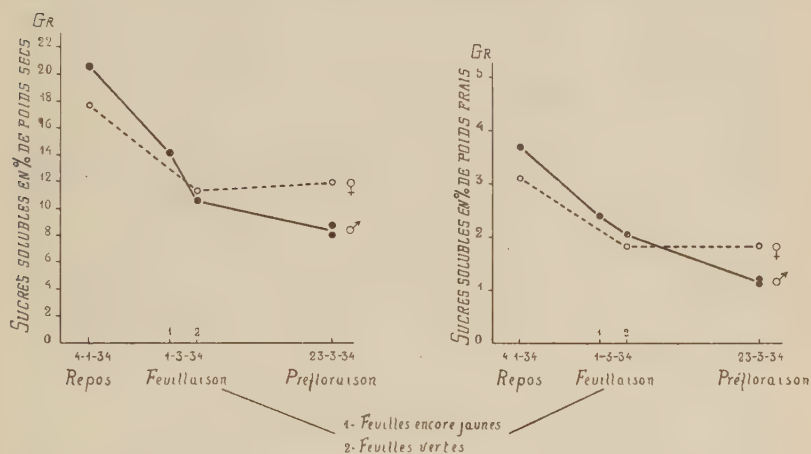
Les résultats indiqués au tableau III et figurés dans les diagrammes 1 et 2 constituent une vérification des conclusions déjà publiées par nous sur l'activité métabolique

des plantes mâles ou femelles et leurs teneurs respectives en sucres solubles ⁽⁹⁾.

Nous pouvons les formuler comme suit :

a) A l'état de repos, les stolons hypogés et les pousses feuillées des plantes mâles ont généralement plus de sucres solubles que les mêmes organes chez les plantes femelles.

b) L'activité métabolique des mâles en voie de floraison est plus considérable que celle des femelles et entraîne une dépense de glucides telle qu'au moment de la floraison le taux des sucres solubles, descendu très bas chez les



DIAGRAMMES 1 ET 2.

mâles, est au-dessous du taux correspondant chez les femelles.

c) Les mesures de poids secs ne nous permettent pas de conclure à des différences dans les teneurs en eau des plantes mâles ou femelles prises *au même stade*.

A une exception près, les teneurs en eau sont sensiblement les mêmes. Cette exception correspond à la phase du début de l'étalement des feuilles chez les femelles ou bien

(9) M. et R. BOUILLENNE et L. GHENNE, *loc. cit.*, voir référence (5).

chez les mâles. Dans un travail sur le même sujet ^(9bis) l'exception n'existe pas.

D'une manière générale, L. Ghenne constate, au cours d'une étude très poussée du cycle vital de *Mercurialis perennis*, l'évolution suivante dans la teneur en eau des plantes mâles et des plantes femelles :

Pendant la reprise de la végétation, les plantes prennent de l'eau; puis, au moment où les feuilles en pinceau commencent à s'étaler et verdissent, il y a une brusque élévation du taux du poids sec;

Pendant l'étalement des feuilles, le poids sec diminue légèrement;

Au moment de l'anthèse et après celle-ci, le poids sec augmente à nouveau.

Les résultats sur les changements des poids secs que nous donnons aujourd'hui sont confirmés par de multiples expériences sur *Bryonia dioica* mâles et femelles ⁽¹⁰⁾, où la même conclusion s'impose : aux mêmes stades physiologiques, les plantes mâles et femelles sont hydratées très approximativement de la même façon, mais l'hydratation varie selon les phases.

DISCUSSION

La physiologie différencielle des sexes a été peu étudiée chez les végétaux, alors que chez les animaux le métabolisme (sucres, graisses, etc.) des individus de sexes différents a été mieux établi ⁽¹¹⁾.

Cependant, depuis quelques années, les résultats des

^(9bis) L. GHENNE, Mémoire réalisé dans notre laboratoire et qui sera publié prochainement.

⁽¹⁰⁾ R. BOUILLENNE et F. DEMARET, Mémoire en voie de rédaction qui sera probablement publié dans les *Annales de Physiologie et de Physico-chimie biologique* en 1935, avec le titre : « Echanges respiratoires en fonction de l'hydratation des tubercules mâles ou femelles de *Bryonia dioica*, au cours des différentes phases de végétation ».

⁽¹¹⁾ JOYET-LAVERGNE, *La Physico-chimie de la sexualité*, Borntraeger, 1931, Berlin.

recherches entreprises sur divers matériaux, avec des techniques et des points de vues différents, aboutissent à la conclusion que le protoplasme des plantes mâles a un pouvoir d'oxydation supérieur à celui des cellules des plantes femelles.

Pour les cytologistes, les différences physico-chimiques entre individus des deux sexes sont des caractères sexuels secondaires, les sexes dépendant uniquement de la présence ou de l'absence d'un chromosome particulier. Pour beaucoup de physiologistes, les caractères de sexualisation dépendent des facteurs physico-chimiques internes influençant le métabolisme. Le milieu extérieur interviendrait dans la détermination sexuelle pour autant qu'il réagit sur ces facteurs.

On pourrait citer à l'infini des exemples d'inversions sexuelles obtenues sur des plantes fondamentalement dioïques, par mutilation (Pritchard) ⁽¹²⁾; par variation de la période d'illumination (Schaffner) ⁽¹³⁾; par injection de solutions sucrées ou par quelque'autres facteurs.

L'agriculture même utilise ces constatations : il est très fréquent de rencontrer, dans les villages javanais, des *Papayers* mâles (*Carica papaya*) portant au bout des longs pédoncules caractéristiques des inflorescences mâles, des fleurs femelles et des fruits, résultat obtenu en coupant la tête de l'arbre.

Depuis plusieurs années, il nous a surtout paru utile d'étudier des plantes dioïques et de rechercher les différences physico-chimiques et physiologiques existant entre individus de sexes différents, croissant en conditions normales.

C'est seulement lorsqu'on aura étudié à fond ces différents problèmes que l'on pourra émettre quelque théorie satisfaisante sur le déterminisme des sexes.

⁽¹²⁾ PRITCHARD, *Journ. Hered.*, **7**, 315, 1916.

⁽¹³⁾ SCHAFFNER, *Ecology*, **4**, 323, 1923; *Amer. Journ. Botan.*, **15**, 77, 1928.

*
* *

Les résultats obtenus dans nos laboratoires par divers chercheurs et par nous-mêmes constituent autant de vérifications de la capacité d'oxydation plus élevée du protoplasme mâle : les mâles respirent avec plus d'intensité que les femelles ⁽¹⁴⁾; les mâles fabriquent et consomment plus de sucres solubles que les plantes femelles ⁽¹⁵⁾; il ne paraît pas y avoir de différence sensible dans les teneurs en eau, comme nous venons de le signaler.

On sait le rôle important joué par le degré d'imbibition des tissus dans les phénomènes métaboliques : il existe pour tous les tissus un optimum de teneur en eau auquel correspond une respiration maximum ^(16 et 17).

Des expériences ⁽¹⁸⁾ sur *Bryonia dioica*, pris à la sortie de la période de repos hivernal et commençant à bourgeonner, montrent qu'« à certaines hydratations expérimentales les oxydations cellulaires des mâles sont plus fortes que celles des femelles ».

Nous avons montré également ^(18bis), en 1933 et aujourd'hui, que la consommation des réserves sucrées solubles coïncide avec la dépense d'énergie utilisée par la maturation et la dispersion des éléments mâles chez *Mercurialis perennis*. Cette consommation amène, au moment de l'anthèse, un minimum de sucres solubles dans les tiges et les stolons hypogés des mâles, minimum qui peut être inférieur au taux des sucres chez les femelles prises au même stade.

Depuis 1929, quelques recherches ont été faites dans

⁽¹⁴⁾ M. et R. BOUILLENNE, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Cl. des Sc.*, 5^e sér., **16**, 1047, 1930.

⁽¹⁵⁾ IDEM, *ibid.*, **17**, 980, 1931.

⁽¹⁶⁾ A. MAYER et L. PLANTEFOL, *Ann. de Physiol.*, pp. 233 et 361, 1925.

⁽¹⁷⁾ M. et R. BOUILLENNE, *Ann. de Physiol.*, **4**, p. 426, 1926.

⁽¹⁸⁾ R. BOUILLENNE et F. DEMARET, *C. R. Soc. Biol.*, **113**, 1543-1546, Paris, 1933.

^(18bis) R. et M. BOUILLENNE et L. GHENNE, voir référence (5).

d'autres laboratoires sur la capacité d'oxydation ou les intensités respiratoires de plantes mâles ou femelles.

Camp ⁽¹⁹⁾ a démontré que l'activité de catalase des organes reproducteurs et des tissus qui y sont associés est plus grande chez les plantes staminées que chez les plantes pistillées.

Loehwing ⁽²⁰⁾ a montré chez le Chanvre et l'Épinard que la sève des plantes mâles a une capacité oxydasique plus forte que celle des plantes femelles.

Tadokoro ⁽²¹⁾ a étudié les tissus analogues de végétaux mâles ou femelles chez les espèces suivantes : Papayer, Chanvre, Houblon, Épinard; les quantités de gaz carbonique émises par les tissus mâles sont toujours plus élevées que celles émises par le même poids de tissu femelle.

Blaringhem ⁽²²⁾, dans un tout autre but, a étudié la respiration des *Arum* en état de fièvre : les tissus des organes mâles respirent avec une intensité toujours plus considérable (jusqu'à dix fois) que les tissus des organes femelles.

Talley ⁽²³⁾, dans une récente étude, concernant les plantes mâles ou femelles de Chanvre, au début de la floraison, établit les conclusions suivantes :

1° Peu ou pas de différences dans la teneur en eau d'individus pris au même stade;

2° Les plantes mâles ont plus de sucres réducteurs, de sucres solubles, de polysaccharides que les plantes femelles;

3° Les plantes femelles ont en général un peu plus d'azote total que les plantes mâles.

L'auteur fait une remarque particulièrement intéres-

(19) CAMP, *Amer. Journ. Bot.*, **16**, 221, 1929.

(20) LOEHWING, *Proc. Soc. Exper. Biol. and Med.*, **30**, 1215, 1933.

(21) TADOKORO, *Sex differences from the standpoint of biochemistry*, 1 vol. 382 p., 1932.

(22) BLARINGHEN, *C. R. Ac. Sc.*, **197**, 1551, 1933.

(23) TALLEY, *Plant Physiology*, **9**, 731, 1934.

sante : le taux, en différents sucres, des différents échantillons femelles analysés au même moment est très constant.

Chez les mâles, au contraire, entre les individus analysés, il existe des différences très considérables dans les teneurs en différents sucres (du simple au double).

L'auteur n'y trouve pas d'explication. Cependant, il a remarqué que « quelques plantes mâles ont déjà commencé à fleurir le 19 mars ».

Donc, les 2 et 5 avril, au moment de l'analyse, les plantes étaient en pleine floraison. Il est très vraisemblable que les plantes qui ont présenté une teneur en sucre plus faible par rapport aux autres sont celles qui étaient le plus avancées dans la floraison.

En effet, comme nous l'avons dit plus haut, la floraison des plantes mâles s'accompagne d'un métabolisme intense et d'une consommation considérable en sucres. Chez les plantes femelles, au contraire, la floraison ne coïncide pas avec une diminution aussi forte des sucres solubles.

RÉSUMÉ

1. Les sucres de *Mercurialis perennis* sont constitués de saccharose et de maltose, comme l'a démontré Gillot.

2. Au début de la période de végétation saisonnière les plantes mâles de cette espèce ont plus de sucres solubles que les plantes femelles à la même phase.

3. Au moment de la floraison, les plantes mâles ont moins de sucres solubles que les plantes femelles correspondantes, par suite d'un métabolisme considérable aboutissant à la dispersion d'un pollen abondant.

*Institut de Botanique de l'Université de Liège.
Laboratoire de Physiologie végétale.*

ETUDE COMPARATIVE DU MÉTABOLISME DES CARBOHYDRATES SOLUBLES
CHEZ LES MÂLES ET LES FEMELLES DE *Mercurialis perennis*,

par R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE et L. GHENNE.

Dans une précédente communication (1*), nous avons exposé nos résultats obtenus dans l'étude des capacités oxydatoires de *Bryonia dioica* mâle ou femelle en fonction de l'hydratation des organes de réserves. Ces résultats confirment ceux que nous avons publiés en 1930-1931 sur *Mercurialis annua* (2*), établissant que pendant la période de formation et d'épanouissement des fleurs, les individus mâles ont une activité métabolique plus intense que les individus femelles.

Des travaux d'orientation différente, basés sur des réactions cytologiques ont amené certains auteurs à émettre l'opinion que, chez les végétaux, les mâles ont un pouvoir d'oxydation plus considérable que les femelles.

La valeur de plusieurs de ces réactions, utilisées surtout pour le diagnostic différentiel des sexes, est aujourd'hui fortement combattue.

Les résultats contradictoires qu'on trouve dans la littérature sur ce sujet sont dus à ce que, comme le fait très judicieusement remarquer Joyet-Lavergne (3*) dans sa récente monographie sur la sexualité, nombre d'auteurs ont cherché à établir des différences physiologiques en fonction du sexe sur des individus mâles ou femelles se trouvant à des stades différents de leur cycle de développement, c'est-à-dire à des âges physiologiquement non comparables.

Il est donc indispensable de travailler sur un matériel parfaitement surveillé depuis le début de la végétation jusqu'à la fin de celle-ci, de n'examiner les activités métaboliques (différentielles entre les sexes) que sur des individus strictement comparables par leur vigueur et leur état morphologique. Car, ainsi que l'a déjà formulé A. Gravis (4*) les termes âge et degré de développement ne sont pas synonymes chez les plantes.

(1*) R. Bouillenne et F. Demaret. *C. R. de la Soc. de biol.*, 1933, t. 113, p. 1543.

(2*) R. et M. Bouillenne. *Bull. Acad. roy. sc. Belg.*, 1930, t. 16, p. 1047; *ibid.*, 1931, t. 17, p. 980.

(3*) Joyet-Lavergne. La physico-chimie de la sexualité. Protoplasma Monographie, Bornträger, 1931.

(4*) Gravis, *Mém. Acad. sc. Belg.*, 1884, t. 47, p. 1.

Le travail que nous résumons aujourd'hui comporte d'une part, l'étude minutieuse du cycle de développement d'individus mâles ou femelles de *Mercurialis perennis*, d'autre part, la comparaison du métabolisme des carbohydrates solubles (5*) aux différents stades du cycle végétatif que nous avons établi comme suit : a) repos hivernal ; b) pousses apparaissant à la surface du sol ; c) étalement des feuilles — fleurs formées ; d) anthèse ; e) flo-

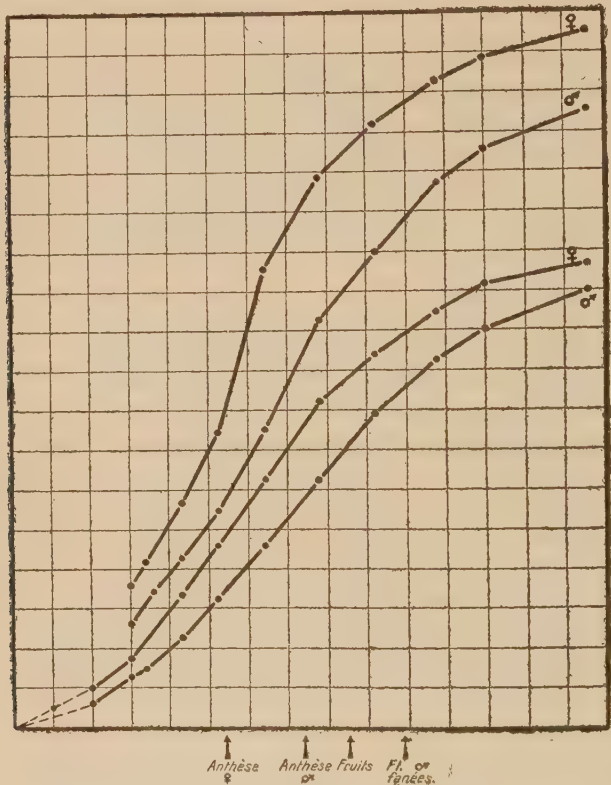


Diagramme I. — Hauteurs totales successives.
Les deux courbes supérieures : 2 plantes très vigoureuses.
Les deux courbes inférieures : moyennes sur 10 individus.

raison terminée : pollen tombé, fleurs mâles fanées, fruits formés dans les fleurs femelles.

Les principaux résultats sont illustrés par les diagrammes ci-joints : I, II, III.

I. La mesure de la croissance évaluée en déterminant les longueurs successives de chacun des entrenœuds apparus à partir

(5*) Pour la définition du terme carbohydrates solubles, voir : Report III of the Com. on Methods. Plant Physiology, II, 1927, t. 2, p. 195.

du sol montre clairement que les premiers entrenœuds (1, 2, 3, 4) des plantes femelles sont toujours plus grands que ceux des plantes mâles. Ces premiers entrenœuds, dont le développement coïncide avec l'apparition et l'anthèse des fleurs mâles ou femelles, contribuent à donner à la plante femelle adulte une taille généralement plus élevée qu'à la plante mâle.

Les autres entrenœuds (5, 6, 7) développés après l'anthèse, sont un peu plus grands chez les mâles que chez les femelles.

Comme l'indique le diagramme I, la figure de l'accroissement total de tous les entrenœuds d'une plante montre la courbe en S caractéristique des phénomènes de croissance [Robertson (6*)].

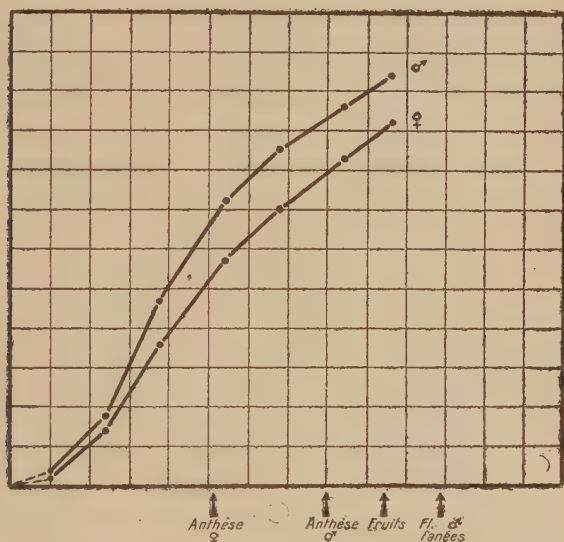


Diagramme II. — Surface foliaire totale.

Les courbes représentent la moyenne des résultats obtenus par les mensurations de 10 plantes mâles et 10 plantes femelles.

II. La mesure des surfaces foliaires totales obtenues en mesurant chaque feuille de chaque plante à des moments déterminés et en totalisant les surfaces obtenues, indique que, dès le début de la végétation, la surface foliaire totale est toujours plus grande chez les mâles que chez les femelles (le diagramme II donne les moyennes de 10 individus mâles et 10 individus femelles). Cette différence de surfaces foliaires est due à la petitesse, sur les pieds femelles des feuilles apparues au nœud 1 (dont la croissance précède l'anthèse) et aux nœud 6 et 7 (dont la crois-

(6*) Robertson. The chemical Basis of Growth and Senescence. Lippincott, Philadelphie, 1923.

sance se fait pendant la maturation des fruits). D'une manière générale, dans les deux sexes, la surface foliaire va en augmentant du nœud 1 au nœud 4, puis elle diminue progressivement. Cette constatation a été faite antérieurement sur *Mercurialis annua* par l'un de nous (résultats à publier).

III. L'étude des teneurs en *sucres solubles* (évalués en glucose, après hydrolyse des extraits) aux différents stades du développement des individus donne une expression directe et assez fidèle des phénomènes métaboliques. Tous nos dosages de sucres ont été réalisés sur des plantes ramenées en mars 1932 dans nos serres de physiologie et soigneusement suivies au cours de leur développement. Nous avons tout lieu d'être satisfaits de ces résultats car des dosages comparatifs effectués sur des plantes récoltées en 1933, dans les bois d'Engihoul (station de prélèvement), nous ont donné des résultats absolument semblables à ceux de nos plantes d'expériences, en pots depuis plusieurs mois et maintenues dans des conditions bien étudiées.

Dans *Mercurialis perennis* comme l'a montré Gillot (7*), les réserves sont représentées surtout par du maltose et du saccharose, un peu de dextrine, très peu d'amidon.

L'erreur faite en évaluant en glucose tous les sucres solubles hydrolysés est donc relativement faible. De plus, nos résultats doivent être appréciés uniquement au point de vue comparatif chez les différents individus étudiés. La description détaillée des techniques d'extraction et des différents dosages (Folin et Wu, Benedict, Shaffer-Hartman) a été publié précédemment (8*).

Chez *Mercurialis perennis*, tout au début de la reprise de la végétation printanière la quantité de sucres est beaucoup plus élevée chez les mâles que chez les femelles (voir diagramme III). Nous ne parlerons ici que des pousses feuillées, réservant pour une autre communication l'allure de la translocation des carbohydrates solubles dans les rhizomes. Pendant la croissance des jets et l'apparition des boutons floraux, le taux des sucres baisse sensiblement de part et d'autre. Les feuilles non encore étalées sont très peu actives au point de vue de la photosynthèse et les réserves sucrées sont utilisées pour la croissance des tiges et la formation des fleurs. La consommation est beaucoup plus grande chez les mâles que chez les femelles, ce qui amène les premiers à une teneur en sucres qui n'est plus que légèrement supérieure à celle des secondes. Cette constatation est d'ailleurs très logique, si l'on considère le grand nombre des fleurs mâles par rapport au petit nombre des fleurs femelles, la dépense d'énergie con-

(7*) Gillot. Recherches chimiques et biologiques sur le genre *Mercurialis*. Colin, Nancy, 1925.

(8*) M. et R. Bouillenne. *Bull. de l'Acad. roy. sc. Belg.*, séance de juillet 1933.

sidérable pendant la formation des innombrables grains de pollen, par rapport à la dépense moindre exigée par la formation des 4 à 6 fleurs femelles. Chez les mâles, pendant l'étalement des feuilles et l'épanouissement des fleurs, le taux des sucres continue à baisser légèrement, de moins en moins à mesure que les activités photosynthétiques interviennent, jusqu'au moment de l'anthèse. A partir de ce moment, les individus mâles délivrés des processus métaboliques de la sexualité montrent une accumulation immédiate des produits de la photosynthèse et atteignent en

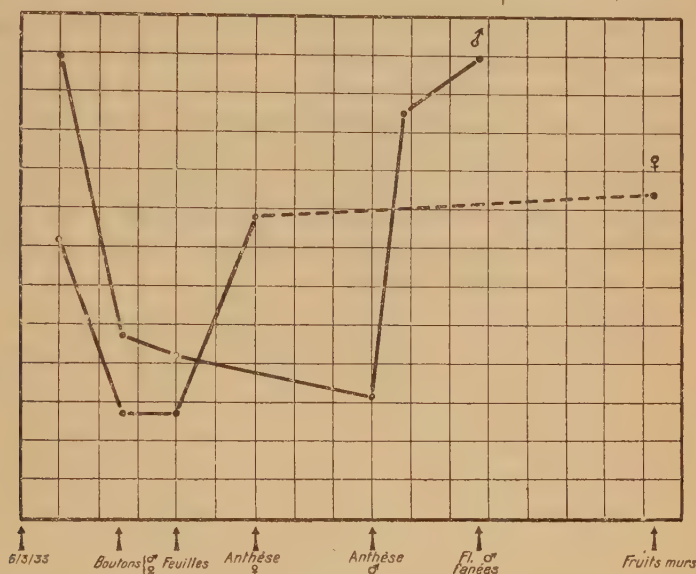


Diagramme III.
Variations des carbohydrates solubles aux différents stades du développement des plantes mâles et des plantes femelles.

quelques jours une concentration en sucres solubles comparable à celle que nous avons constatée au départ de la végétation. Puis les feuilles commencent à jaunir ; les plantes dépérissent.

Chez les femelles, la quantité de sucres, arrivée à son minimum au moment de l'apparition des boutons floraux reste stationnaire pendant quelques jours ; le plateau de la courbe est le résultat de l'opposition de deux tendances : la photosynthèse au début de son action et la consommation d'énergie nécessitée par la croissance et la formation des organes femelles. Puis, pendant l'épanouissement des fleurs, les feuilles se sont étalées ; la photosynthèse accumule dans les pousses plus de sucres que n'en exige le métabolisme de la plante et l'on voit le taux des sucres

augmenter pour atteindre un maximum à la fin de l'anthèse, maximum qui reste stationnaire pendant toute la période de la maturation des fruits.

En résumé, l'étude du développement, de la croissance et des activités métaboliques d'individus mâles ou femelles de *Mercurialis perennis* montre que : 1) l'accroissement des hauteurs totales des entrenœuds, de même que celui des surfaces foliaires, se traduit par une courbe en S typique ; 2) la surface foliaire totale est plus grande chez les mâles que chez les femelles ; 3) au début de la période végétative, les pousses feuillées mâles ont une teneur en carbohydrates solubles plus forte (environ deux fois) que les pousses feuillées femelles. Cette différence ne se maintient pas au cours de la feuillaison et de la floraison : les individus des deux sexes atteignent un minimum identique à des moments différents, chez les femelles au début de la feuillaison, chez les mâles, au début de l'anthèse. La dépense en carbohydrates solubles, utilisés à l'occasion de la formation des fleurs et de l'anthèse est beaucoup plus considérable pour les plantes mâles que pour les plantes femelles.

(Institut de botanique, Université de Liège.)

INTRODUCTION A L'ÉTUDE DE BOURGEONS SÉRIÉS : ORGANOGRAPHIE DES TIGES DANS LE GENRE JUGLANS

PAR

MARIE HENROTIN,
Ingénieur chimiste agricole, A. I. Gx.
Aspirant du F. N. R. S.

Introduction.

On sait que la plupart des Angiospermes dicotylées sont capables de produire des bourgeons axillaires séries (15, p. 685), mais que chez le plus grand nombre la présence de ces productions est accidentelle. Chez quelques-unes, par contre, elles existent d'une manière apparente, normale et pour ainsi dire constante à chaque aisselle foliaire. Il en est ainsi, notamment, pour les différentes espèces appartenant à la famille des *Juglandées*.

La question des bourgeons multiples (sériés et collatéraux) a préoccupé un grand nombre d'Auteurs, car de sa solution doit résulter « l'éclaircissement d'un point important, même fondamental de la Botanique », à savoir la validité du « principe », autrefois admis sans restriction, de l'unité du bourgeon axillaire (11).

Si malgré de nombreuses recherches l'« unité » comme la « multiplicité » conservent leurs partisans, cela semble dû à la hâte apportée par les différents Auteurs à exécuter des *travaux d'ensemble* sur les bourgeons multiples (1). Car pour pouvoir comparer des cas très nombreux et arriver à formuler des « lois », il faudrait posséder au préalable un certain nombre de monographies étudiant d'une façon approfondie des cas particuliers de bourgeons multiples. Malheureusement, des études de ce genre semblent manquer jusqu'ici. C'est à combler cette lacune que j'espère contribuer en étudiant les bourgeons multiples des *Juglandées*.

Pour bien saisir la signification ontogénique des bourgeons multiples chez une plante donnée, un double travail me paraît nécessaire :

Tout d'abord, une étude organographique du système caulinaire pris dans son ensemble (mode de ramification, polymorphisme des rameaux et des feuilles, phyllotaxie...) permet d'envisager les bourgeons en fonction du végétal tout entier. C'est là l'objet de la présente communication.

Ensuite, l'étude des connexions anatomiques de séries de bourgeons d'âges différents, prises à diverses hauteurs et sur des axes d'ordre et de vigueur

(1) Parmi ces travaux, citons ceux de Russel (11) et Sandt (12).

variés, nous fixera définitivement sur la véritable nature des bourgeons surnuméraires du végétal envisagé.

* * *

Si l'attention de plusieurs Auteurs a déjà été attirée par les particularités organographiques des Noyers (bourgeons sériés, feuilles rudimentaires de la tigelle, succession des feuilles végétatives et des cataphylles le long d'un même axe, position des fleurs...), je pense qu'un travail d'ensemble sur l'organographie des *Juglandées* n'a été entrepris que par C. De Candolle (2). Cette étude demandait toutefois à être complétée du point de vue spécial qui nous occupe, d'autant plus que dans des travaux plus récents plusieurs caractères organographiques des *Juglandées* ont été interprétés de façons diverses et parfois inexactes.

D'autre part, cette mise au point de l'organographie des tiges dans le genre *Juglans* me paraît susceptible de présenter un certain intérêt pour l'étude phylogénique des plantes supérieures. En effet, la structure simple de leurs fleurs, la multiplicité des archéspores dans l'ovule, la pénétration chalazogame du tube pollinique font considérer les *Juglandées* comme l'une des familles les plus primitives parmi les Angiospermes actuelles (8, pp. 420, 930, 939). Apparues pendant le Crétacé, les *Juglandées* ont atteint le maximum de leur dispersion pendant l'ère Tertiaire. Elles n'ont guère varié depuis : les genres et espèces actuels sont extrêmement voisins de leurs congénères fossiles (4).

Matériaux étudiés.

Les observations dont il sera question dans ce travail ont porté sur trois espèces de Noyers :

1° *Juglans nigra* L. (Noyer d'Amérique) : a) arbres adultes plantés dans le Parc de Mariemont (Hainaut); b) plantules provenant d'un semis de noix récoltées sur l'un de ces arbres en novembre 1932, semées aussitôt en serre froide au Jardin Botanique de Liège;

2° *Juglans regia* L. (Noyer ordinaire) : a) arbres adultes, plantés dans le Parc de Mariemont; b) jeunes arbres (5-6 ans), à la Pépinière Gallaix, de Tilff; c) plantules provenant d'un semis de noix fraîches du commerce semées en novembre, en serre froide; levées entre le 25 décembre et le 5 avril;

3° *Juglans cinerea* L. (Noyer cendré), arbre adulte planté au Jardin Botanique de Liège.

Le plus souvent, ces observations ont été consignées sous forme de dessins. Les plus suggestifs d'entre eux servent à illustrer la présente étude; avec les « explications » qui les accompagnent, ils en forment la partie analytique. Figures et légendes visent à décrire le plus fidèlement et le plus complètement possible

les faits observés et nous dispensent de nous arrêter dans le cours de l'exposé à des cas individuels. J'ai pu, de la sorte, donner à cet exposé la forme synthétique, plus claire et plus brève.

Le genre *Juglans* étant remarquablement homogène, les observations effectuées sur les trois espèces ci-dessus (1), jointes à celles des Auteurs qu'il m'a été donné de consulter, paraissent étayer suffisamment cette description du système caulinaire d'un *Juglans* idéal, dont les caractères seraient communs à tous les individus appartenant au genre. La morphologie comparée n'étant pas l'objet de ce travail, ce n'est qu'accidentellement qu'il sera fait mention de différences spécifiques.

De plus, la famille des *Juglandées* étant elle-même très uniforme, la description des tiges des *Juglans* est applicable sans grands changements aux quatre autres genres qui la composent (2). Certaines différences intéressantes existent cependant, notamment dans le rôle des bourgeons surnuméraires. Elles feront l'objet d'une note subséquente.

Durée de vie des points végétatifs.

Si nous examinons, à un moment donné, le branchage d'un arbre dicotylé adulte, nous le voyons formé d'un grand nombre de tiges d'ordres (3) divers, dont les unes possèdent encore leur point végétatif terminal, tandis que les autres l'ont perdu depuis un temps plus ou moins lointain.

Pendant combien d'années une tige d'arbre appartient-elle à la première de ces catégories? Cela dépend de l'essence envisagée. Et nous savons que la durée d'activité de ses points végétatifs est un facteur important de l'architecture d'un arbre. Chez de nombreuses espèces, le sommet des tiges s'atrophie régulièrement à la fin de sa première année d'activité; la végétation se continue l'année suivante grâce à des bourgeons axillaires. Ce mode de végétation produit des arbres sans flèche, dont les branches, formées d'une succession de sympodes, sont tortueuses et très ramifiées. Chez d'autres essences, les tiges (ou plus exactement toute une catégorie de tiges) sont capables de s'accroître pendant un nombre indéfini d'années. Il en est ainsi pour les *Juglans*.

Mode de ramification.

Le sommet végétatif de la tige principale persiste pendant de nombreuses années; de plus, son activité l'emporte sur celle des points végétatifs de deuxième

(1) Le genre *J.* se compose, en plus des trois espèces précitées, des quatre suivantes : *J. rupestris* Engelm., *J. mandschurica* Maxim., *J. cordiformis* Maxim., *J. Sieboldiana* Maxim.

(2) *Platycarya*, *Hicorya* (= *Carya*), *Pterocarya* et *Engelhardtia*.

(3) Ordre des tiges : la tige principale est dite de premier ordre. Celles qui proviennent de ses bourgeons axillaires sont de deuxième ordre. Les bourgeons axillaires de ces dernières donnent des tiges de troisième ordre, etc. (A. GRAVIS, *Urtica dioica*, 1885).

ordre : l'arbre, du moins dans son jeune âge, possède une flèche vigoureuse (1). De même, chaque tige de n^{e} ordre s'accroît beaucoup plus activement que les tiges d'ordre $n+1$ qu'elle porte à chacun de ses nœuds et dont le plus grand nombre disparaît sans avoir jamais dépassé le stade « bourgeon » (pl. I, fig. 1 et 2). Les tiges peu vigoureuses (telles que $n+1$ (a), pl. I) s'allongent même pendant plusieurs années sans produire aucune ramification persistante. Leurs feuilles forment des panaches au sommet de longs axes dénudés. Ces tiges ne porteront des pousses latérales qu'après l'atrophie de leur sommet végétatif, consécutive à la formation d'un épi de fleurs ♀ (pl. II, fig. 1 à 5).

Direction des branches, port de l'arbre.

Les jeunes pousses du Noyer sont épaisses et rigides. Pendant les premières années de la vie de l'arbre, ses tiges sont pour ainsi dire droites, la principale dressée, les secondaires inclinées de 30 à 45° sur la verticale. Plus tard, les branches prennent des directions diverses : sensiblement dressées dans le haut de l'arbre, elles s'inclinent vers le bas dans sa partie basse. Les jeunes pousses tendent pourtant sans cesse vers la verticale : elles s'incurvent, le sommet dirigé vers le haut, ce qui donne aux branches basses une courbure particulière (voir pl. I, fig. 1). Les Juglans n'ont pas de tiges plagiotropes.

Différentes sortes de tiges.

La ramure d'un Juglans adulte compte des tiges bien différentes par leur vigueur et leur destinée : toute la gamme, entre la pousse terminale d'une grosse branche qui s'allonge indéfiniment de plusieurs décimètres par an et le rudiment d'axe qui périt après une ou deux années d'existence, simple bourgeon pourvu de quelques écailles.

Les tiges de vigueur moyenne, comme celles de la planche II, se terminent après 1, 2, 3 ou 4 ans par un épi de fleurs ♀ (2).

Des tiges plus faibles ne vivent qu'un an ; elles ne portent pas de feuilles végétatives, mais seulement des bractées qui toutes (sauf les 2 premières) ont une fleur ♂ à leur aisselle : ce sont des chatons. Ces chatons se différencient dans des bourgeons axillaires de tiges de vigueur moyenne (pl. II, fig. 1 et 2) (3).

(1) Les *Juglans regia* de nos vergers ont un tronc haut de 3-4 mètres et une couronne de grosses branches. Cette forme sans flèche leur est donnée par le pépiniériste qui étête la tige principale quand le jeune arbre a gagné la hauteur voulue.

(2) Les fleurs ♀ ne sont ébauchées que quelques semaines avant la floraison (environ deux mois, d'après Woodroof (18) chez *Hicorya Pecan*). Les fleurs ♂ du même arbre s'individualisent 6 à 12 mois avant l'émission du pollen.

(3) Meehan (10) présente *Juglans nigra* comme un exemple frappant de l'influence de la nutrition sur la sexualité : tandis que les fleurs ♂ sont portées par des rameaux faibles, les ♀ naissent sur des tiges mieux alimentées, plus vigoureuse. Les tiges les plus favorisées ne portent aucune fleur et servent uniquement à accroître le système ligneux de l'arbre.

Le long des tiges vigoureuses (telles que $n+1$ (b) de la fig. 1, pl. I), dont les bourgeons axillaires principaux sont capables d'évoquer en pousses feuillées, ce sont des bourgeons surnuméraires qui donnent des chatons. Quand, à la suite de l'avortement du bourgeon terminal, des bourgeons axillaires d'une tige de moyenne vigueur donnent des tiges feuillées, ce sont des bourgeons surnuméraires qui, aux mêmes nœuds, évoluent en inflorescences ♂ (pl. II, fig. 4 et 5). Les chatons se dessèchent et tombent après la floraison.

Rythme de la végétation. Cycle foliaire.

Les *Juglans*, arbres des régions tempérées froides, sont des tropophiles typiques. La croissance de leurs tiges est limitée à une courte période : 2 mois par an (fin avril-fin juin). Pendant que la jeune pousse herbacée s'allonge, que ses feuilles (ébauchées dès l'année précédente) croissent à vue d'œil et s'étaient, les points végétatifs sont en pleine activité : les ébauches de toutes les feuilles qui verront le jour dans un an y apparaissent l'une après l'autre ; si bien qu'à la fin de la période de croissance le nombre des feuilles de l'année à venir est déjà fixé (1).

Passé cette époque, les jeunes pousses se lignifient peu à peu, les feuilles durcissent. Le sommet de la tige est entouré de trois écailles qui peu à peu deviendront épaisses, dures et cohérentes (pl. VI, fig. 1). Ces écailles, qui existaient à l'état rudimentaire depuis un an, protègent les ébauches foliaires récemment formées : le bourgeon hivernant est constitué. Il restera au repos pendant 10 mois, c'est-à-dire jusqu'à la prochaine période de croissance. A ce moment, les écailles s'écarteront, leur région basilaire s'allongera légèrement (pl. VI, fig. 5). Après l'épanouissement des jeunes feuilles végétatives, elles ne tarderont pas à se détacher, ce qui leur vaut le nom de « cataphylles », donné également aux feuilles de petites dimensions, à pétiole large (comme $n+3$, fig. 5, pl. VI), situées les unes à la base, les autres au sommet de la jeune pousse et qui tombent bien avant les grandes feuilles de sa région moyenne.

Les différents tronçons annuels sont parfaitement reconnaissables sur une tige âgée de plusieurs années, grâce à l'alternance de séries de segments longs dont les nœuds portent des cicatrices foliaires larges (laissées par les feuilles végétatives), avec des séries de segments courts garnis de petites cicatrices foliaires (celles de cataphylles) (voir pl. I, fig. 1 et 2).

Phyllotaxie.

Excepté dans la région basilaire de chaque tige, les points d'insertion des feuilles forment autour de l'axe une spirale, dextre chez les unes, senestre chez

(1) Foster, dans une étude sur l'ontogénie des feuilles de *Carya Buckleyi* (5), a fixé avec précision le rythme de la croissance et de l'apparition des ébauches foliaires, en disséquant des tiges de cinq en cinq jours pendant toute la durée de ces phénomènes.

les autres (1). La divergence entre deux feuilles consécutives (cataphylles comme feuilles végétatives) est très constante : elle est comprise entre $2\frac{5}{8}$ et $3\frac{1}{8}$ de circonférence, aussi bien chez les tiges vigoureuses que chez les tiges de vigueur moyenne (2).

Les premiers appendices foliaires d'une tige ont au contraire une tendance à être disposés par paires : ils sont plus au moins opposés-décussés, sauf chez la tige primaire de *Juglans regia* où leur arrangement est distique.

Examinons d'abord les premiers segments de la tige primaire, tels qu'ils se présentent chez les autres *Juglans*. Les deux cotylédons sont insérés approximativement au même niveau et à 180° l'un de l'autre. Le plan commun de symétrie de leurs bases est coupé à angle droit par le plan de symétrie du troisième appendice foliaire. Le quatrième est situé environ à 180° du troisième, mais plus haut. Les suivants sont disposés en spirale autour de la tige (divergence : $2\frac{5}{8}$). Comme dimensions et forme, ils passent insensiblement de l'écaille à la feuille végétative (pl. III, fig. 2) (3).

La tigelle de *Juglans regia* porte au contraire, au-dessus du point d'insertion de chaque cotylédon, une rangée de cinq à sept feuilles rudimentaires qui forment des paires plus ou moins nettes, séparées par de longs entre-nœuds. Cet arrangement *distique* (4) cesse brusquement : le plan commun de symétrie des cotylédons et des microphylls est coupé à angle droit par le plan de symétrie de la première feuille végétative qui contraste nettement avec les appendices foliaires sous-jacents, tant par sa forme que par ses dimensions. La deuxième feuille végétative amorce l'arrangement spiralé (pl. IV, fig. 1 et 2).

Voyons maintenant les premiers segments des tiges d'ordre $n > 1$. Rappelons que les deux premières feuilles — les préfeuilles — chez les Dicotylées sont souvent comparées à des cotylédons (1, p. 8). À de rares exceptions près, les

(1) Un même individu semble porter approximativement le même nombre de tiges « dextres » et de tiges « senestres », insérées les unes sur les autres sans aucun ordre (pl. I, fig. 1). Le sens de la spire reste constant tout le long d'une même tige.

(2) Dode (3) pense au contraire que l'angle de divergence n'est pas le même chez des tiges d'inégale vigueur. D'après lui, les feuilles « obéissent à la fraction $3\frac{5}{8}$, du moins sur les turions (pousses vigoureuses) et les brachyblastes (pousses courtes sur vieux bois); sur les pousses grêles et les lamproblastes (pousses courtes, mais épaisses, sur vieux bois), le cycle est $2\frac{5}{8}$ et même parfois $2\frac{3}{8}$ (pousses d'ombre). Remarquons que $2\frac{5}{8}$ et $3\frac{5}{8}$ représentent en réalité la même divergence, mais mesurée dans deux sens opposés!

(3) D'après Holm (8), la plantule de *J. nigra* serait semblable à celle de *J. regia*. Cependant (bien qu'il omette d'en faire mention dans le texte), la disposition *spiralée* des feuilles rudimentaires de la tigelle apparaît assez clairement sur la plantule de *J. nigra* de sa « text. » fig. 1.

(4) De Candolle (2) semble ne pas l'avoir bien observé. D'après lui, les écailles sont « *décussées* », c'est-à-dire disposées sur deux lignes *alternes* avec les cotylédons. L'erreur est probablement due à la position anormale des limbes cotylédonaire qui sont rejetés sur le côté de la plantule, tandis que les *insertions* de leurs pétioles sont situées exactement dans le même plan que celles des écailles.

deux premiers phyllomes des tiges de Dicotylées sont rapprochés, plus ou moins opposés, placés presque au même niveau... transversalement par rapport à la médiane» (15, p. 675) (leur plan de symétrie est perpendiculaire à celui de la feuille axillante.). Les *Juglans* ne font pas exception à cette règle. A la base de chaque tige il y a deux appendices foliaires, généralement écaillés, sensiblement opposés, situés l'un à droite, l'autre à gauche par rapport au plan de symétrie de la feuille mère de la tige (1). Les premiers entre-nœuds de la tige restant normalement très courts (2), les préfeuilles paraissent même insérées exactement au même niveau (voir par exemple le bourgeon 1 du treizième nœud d'une tigelle, fig. 3, pl. IV). Mais si une cause accidentelle accélère le développement de l'axe, alors que ses premiers segments n'ont pas encore terminé leur croissance, l'entre-nœud qui sépare les préfeuilles s'allonge et devient très apparent; en même temps, les préfeuilles peuvent atteindre une forme plus évoluée (ex. : pl. V, fig. 1, nœuds 1 et 2 des tiges de deuxième ordre qui se sont développées à la suite du sectionnement de la tige principale). La position des préfeuilles par rapport au plan de symétrie de la feuille axillante n'est pas altérée par cette élongation de l'axe.

Les bourgeons axillaires sont plus ou moins parfaitement recouverts par leurs préfeuilles écailleuses (pl. VI, fig. 2, 3 et 4). Ils renferment une série d'ébauches foliaires, dont les inférieures, opposées-décussées deviendront des cataphylles (pl. VI, fig. 6).

Il peut paraître superflu de souligner que l'organisation des bourgeons axillaires est toute différente de celle des bourgeons terminaux (comparer les figures de la pl. VI). Un examen trop hâtif a pourtant conduit plusieurs auteurs à des confusions regrettables à ce sujet (3).

(1) D'après Russell (11), ces deux écailles ne seraient pas les premiers phyllomes de la tige. Il existerait plus bas, virtuellement tout au moins, deux feuilles, l'une postérieure, l'autre antérieure. Le premier bourgeon « surnuméraire » serait en réalité le bourgeon axillaire de l'une de ces feuilles hypothétiques.

(2) En effet, chaque point végétatif, individualisé depuis un an à l'aisselle d'une ébauche foliaire contenue dans le bourgeon hivernant, ne produit généralement pendant sa première année d'activité que des écailles protectrices très rapprochées et des ébauches foliaires pour l'année suivante : « Le bourgeon axillaire est ébauché au moins deux ans avant de se développer en un rameau » (6). (Comme exception à cette règle, je n'ai observé jusqu'ici que les pousses « de remplacement » (homologues à celles de la fig. 5, pl. II), qui chez *J. cinerea* et chez *J. Sieboldiana* se développent la même année que le dernier tronçon de l'axe qui les porte, tandis qu'elles restent à l'état de bourgeons jusqu'à l'année suivante chez *J. regia* et *J. nigra*.)

(3) Ainsi, Dode (3) : les bourgeons « varient beaucoup dans une espèce, suivant qu'ils sont terminaux ou latéraux. Les bourgeons latéraux sur les pousses très vigoureuses sont identiques aux terminaux. Tous les bourgeons sont formés d'écailles assez caduques, valvaires, *décussées*... En règle générale, les deux valves extérieures ne parviennent pas à recouvrir complètement les bourgeons terminaux ». Une confusion analogue amène Schneider (*Handbuch der Laubholzkunde*, 1906, p. 79, fig. 35, a, b, c) à représenter comme « bourgeons surnuméraires d'un bourgeon terminal » des bourgeons axillaires normaux à l'aisselle de cataphylles !

Bourgeons axillaires surnuméraires.

Entre l'insertion d'une feuille végétative adulte et son bourgeon axillaire, il y a un intervalle (plus ou moins haut selon les espèces et aussi selon la vigueur de la tige envisagée). Sur cette plage qui selon les uns appartient à la tige, tandis que les autres la considèrent comme la région basilaire du bourgeon axillaire, naissent en ordre descendant un, deux ou trois bourgeons de plus en plus petits, qui sont comme des répliques diminuées du bourgeon axillaire. Ces bourgeons sont considérés tantôt comme des bourgeons « accessoires » ou « surnuméraires » du même nœud, tantôt comme des ramifications successives (1).

Le nombre des bourgeons surnuméraires varie parallèlement à la distance qui sépare l'insertion de la feuille mère du bourgeon axillaire principal. Ainsi, chez *J. regia* où cette distance est habituellement très réduite, les bourgeons surnuméraires ne sont visibles que sur des tiges particulièrement vigoureuses (2) : flèches de jeunes arbres (pl. VI, fig. 1), rameaux « gourmands » (pl. VI, fig. 2). Ils donnent rarement des rameaux de taille appréciable, ayant un rôle dans la vie de l'arbre. Chez *J. nigra* et *J. cinerea*, au contraire, les bourgeons II et même III, visibles à l'œil nu, sont très nombreux. Même les rameaux de vigueur moyenne en possèdent à l'aisselle de leurs feuilles végétatives (pl. I, fig. 2). Sur les tiges très vigoureuses il en existe deux ou trois (pl. VI, fig. 3 et 4). Chez les arbres adultes ils donnent le plus souvent naissance à des rameaux courts : des chatons de fleurs ♂ (pl. II, fig. 1, 2, 4 et 5).

Un bourgeon surnuméraire apparaît dès que le bourgeon axillaire principal a acquis un certain développement, à l'aisselle du cotylédon comme à l'aisselle d'une feuille quelconque.

Dans le paragraphe généralement très court consacré aux bourgeons multiples, la plupart des traités citent les « bourgeons sériés du nœud cotylédonaire de *Juglans regia* » comme un exemple particulièrement suggestif (3). Sandt, dans son étude récente sur les bourgeons accessoires (12), réserve une large place à des expériences faites sur les « bourgeons sériés de l'épicotyle de *Juglans regia* » (pp. 109-119). Il est à remarquer que ces productions n'ont rien à voir avec les bourgeons sériés véritables représentés pl. IV, fig. 3, 1 et pl. V, fig. 1bis, 1. Ce sont en réalité les bourgeons axillaires *normaux* des microphylls de la tigelle ! Leur arrangement distique, leur développement considérable en comparaison de la taille de leurs écailles axillantes (qui sont souvent soulevées et même reje-

(1) Les bourgeons sériés sont numérotés I, II, III, IV..., le bourgeon I étant l'axillaire principal.

(2) Ils existent également sur les autres, mais n'y sont décelables qu'à l'aide du microscope.

(3) Van Tieghem (14, p. 272, à propos des relations de nombre et de position des bourgeons et des feuilles) : « ... bourgeons superposés : Aristoloche, *Noyer*, Charme, Robinia, Lonicera... etc. Le *Noyer* possède cinq à huit bourgeons superposés à l'aisselle de ses cotylédons ». Warming (17) et Goebel (7) s'expriment en termes analogues. D'après Sandt (12), il y aurait jusque neuf bourgeons sériés à l'aisselle de chaque cotylédon chez *Juglans regia*, tandis que la plantule de *Juglans nigra* n'en possède que deux.

tées latéralement par la croissance de la région basilaire du bourgeon) ont fait naître cette regrettable confusion.

Mais un examen tant soit peu attentif, répété sur des tigelles d'âges différents, ne laisse subsister aucun doute sur la véritable nature de ces bourgeons prétendument « sériés ». Ils ne sont que des bourgeons *axillaires normaux*, comme le prouvent :

1° La présence à la base de chaque bourgeon d'une feuille axillante, rudimentaire, il est vrai (dans certains cas, plutôt rares, les plus élevées possèdent cependant un limbe bien caractérisé (pl. IV, fig. 4, *a*), qui dans le jeune âge tout au moins, est parfaitement basilaire (pl. IV, fig. 1*bis*) (1);

2° La position bien nette des préfeuilles de chaque bourgeon (opposées, leur plan de symétrie coupant à angle droit celui de l'échelle axillante);

3° L'apparition de bourgeons surnuméraires entre l'échelle axillante et le bourgeon, dès que celui-ci atteint un certain développement (pl. IV, fig. 3, 13 et surtout pl. V, fig. 1*bis*, 7 et 8);

4° Leur comparaison avec les bourgeons homologues des tigelles d'autres *Juglans* (pl. III, fig. 2) qui ne diffèrent de la tigelle de *J. regia* que par la phyllotaxie de leurs feuilles rudimentaires.

Aucun doute n'est donc possible (2).

Conclusions.

Le présent travail, monographie du système caulinaire des *Juglans*, comprend l'étude des points suivants :

Durée de vie des points végétatifs;

Mode de ramification des tiges;

Direction des branches, port de l'arbre;

Différentes sortes de tiges;

Rythme de la végétation, cycle foliaire;

Phyllotaxie;

Bourgeons surnuméraires.

Il m'a permis de situer exactement les bourgeons axillaires surnuméraires dans l'économie de l'arbre et de signaler une erreur regrettable concernant les prétendus « bourgeons sériés de l'épicotyle de *Juglans regia* ». Il sert d'introduc-

(1) Warming (16) a noté la présence de cette « première feuille tournée vers le bas » qu'il faut considérer comme « l'homologue de la feuille-mère d'un bourgeon axillaire ordinaire ». Il est surprenant que Sandt (12) ait pu ne pas la remarquer, bien qu'il ait examiné dans ce sens plus de 100 bourgeons appartenant à des tigelles de *J. regia*!

(2) Schacht eut, l'un des premiers, l'attention attirée sur la configuration si spéciale de la plantule de *Juglans regia*. Il en fit une description (13) avec laquelle mes observations concordent parfaitement. Bien qu'elle fût simple, claire et accompagnée d'excellentes figures, elle fut mal comprise par Warming (16) : « ... nous devons mentionner les bourgeons disposés en série verticale au-dessus de l'aisselle de chaque cotylédon chez le *Juglans*. C'est certainement

tion à l'étude ontogénique des bourgeons sériés des Juglandées, qui fera l'objet d'une communication subséquente.

M. le professeur Lonay m'a conseillé ce travail. Je tiens à lui renouveler ici l'expression de ma gratitude pour ses précieux encouragements et pour l'intérêt avec lequel il suit mes recherches. Qu'il me soit permis de témoigner également de toute ma reconnaissance au Fonds National de la Recherche Scientifique dont l'intervention m'a permis d'entreprendre cette étude.

Juillet 1933.

Université de Liège,
Laboratoire de Morphologie végétale.

BIBLIOGRAPHIE

1. **Büsgen**. — *The Structure and Life of Forest Trees.*, 1929.
2. **De Candolle, Cas.** — Mémoire sur la Famille des Juglandées. *Ann. des Sc. Nat.*, 4^e sér., **18**, 1862, pp. 5-48.
3. **Dode, L.-A.** — Contribution à l'étude du genre *Juglans*. *Bull. de la Soc. Dendrologique de France*, 1906, pp. 67-98 et 1909, pp. 22-50 et 165 à 215.
4. **Engler und Prantl.** — *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 3, pp. 19-25.
5. **Foster, A. S.** — Cataphyll and Foliage-leaf Ontogeny in the Black Hickory. *Amer. Journ. of Botany*, **19** (1932), pp. 75-99.
6. — The Prophyll of *Carya Buckleyi*. *Amer. Journ. of Botany*, **19**, (1932), pp. 710-728.
7. **Goebel, K.** — *Organographie der Pflanzen*, 1913, p. 440.
8. **Holm, Th.** — Morphological Study of *Carya alba* and *Juglans nigra*. *Botanical Gazette*, 1921, pp. 375-389.
9. **Lotsy.** — *Botanisches Stammesgeschichte*, 3ter Band, 1^{ster} Teil, 1911.

à tort que M. Schacht les appelle des bourgeons axillaires, car même avant la germination ils sont situés bien au-dessus de l'aisselle des cotylédons... Enfin, leur première feuille est tournée vers le bas... Tous ces caractères prouvent suffisamment, suivant moi, que les bourgeons en question ne doivent pas être rangés parmi les bourgeons axillaires ou accessoires... ». Cette « réfutation » était parfaitement inutile, car pour Schacht la tigelle de *J. regia* « porte deux rangées opposées de petites feuilles écailleuses dans l'aisselle desquelles se trouve un bourgeon ». C'est clair : il ne considère ces bourgeons ni comme « axillaires des cotylédons », ni comme « accessoires ».

C'est probablement l'interprétation erronée du texte de Schacht due à Warming qui fut cause des confusions subséquentes. Sandt (qui vraisemblablement s'est contenté de cette interprétation, sans consulter l'original), ne dit-il pas, à l'appui de la thèse selon laquelle « les bourgeons de l'épicotyle de *J. r.* sont des bourgeons sériés » (**12**, p. 110) que déjà Schacht (*Beitrag*e..., 1854, p. 105) démontra ce fait!

Si plusieurs traités de Botanique (dont celui de Warming!!) parlent des « bourgeons sériés du nœud cotylédonaire ou de l'épicotyle de *J. r.* », De Candolle (**2**) et Dode (**3**), qui se sont intéressés plus spécialement à la question de l'organographie de *J. r.*, ne mettent pas un instant en doute qu'il s'agisse là de bourgeons axillaires normaux.

10. **Mechan, Th.** — Laws of Sex in *Juglans nigra*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1873, pp. 290-291.
11. **Russell, W.** — Recherches sur les bourgeons multiples. Thèse de la Faculté des Sciences, Paris, 1892.
12. **Sandt, W.** — Zur Kenntnis der Beiknospen. *Botanische Abhandlungen*, Heft 7. Iena, 1925, 160 pages.
13. **Schacht.** — Ueber die Keimung der Walnuss, in *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse*, 1854, p. 105, pl. VIII.
14. **Van Tieghem.** — *Traité de Botanique*, 1884, p. 272.
15. **Velenovsky, J.** — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, II Teil, 1907.
16. **Warming, E.** — Recherches sur la ramification des Phanérogames. *Mém. de l'Académie roy. de Copenhague*, sér. 5, vol. X, 1872, p. XXVI.
17. **Warming-Johannsen.** — *Lehrbuch der Botanik*, 1909, 2^{te} Abschnitt, p. 56.
18. **Woodroof.** — Fruit-bud Differentiation and subsequent Development of the flowers in the Hicorya Pecan. *Journal of Agricultural Research*, **33**, 1926, pp. 677-685.

EXPLICATION DES FIGURES

Des traits perpendiculaires à l'axe de la tige passent par le centre de la surface d'insertion de chaque feuille. Les feuilles ou cicatrices foliaires, quand elles sont numérotées, le sont à partir des premières feuilles de l'axe qui les porte (cotylédons et préfeuilles portent donc les nos 1 et 2). S'il s'agit de la partie supérieure d'une tige dont la base n'est pas figurée, ses feuilles sont numérotées $n, n+1$, etc.

Planche I.

FIG. 1. — Extrémité d'une branche de *Juglans nigra* L. (arbre adulte) montrant le mode de ramification.

La tige d'ordre n a perdu accidentellement son sommet végétatif.

Deux des bourgeons axillaires de la partie apicale se sont développés et ont produit les tiges d'ordre $n-1$, a et b , formées actuellement de quatre tronçons annuels.

La tige $n-1$ (b), la plus voisine du sommet, prolonge la branche (sympode). Parmi les bourgeons axillaires de ses deux premiers tronçons annuels, les uns sont restés à l'état latent, les autres ont péri après avoir donné quelques segments rudimentaires. Sur le troisième tronçon (1931), trois bourgeons axillaires ont donné les tiges $n+2$ (a , b et c).

La tige $n-1$ (a), formée de segments courts, n'a pas donné de ramifications. Son sommet végétatif s'est éteint en 1932 par suite de la formation des fleurs σ .

Spirale phyllotaxique : dextre (rameaux n , $n+2$ (a) et $n+2$ (c) ou senestre (rameaux $n+1$ (a), $n+1$ (b) et $n+2$ (b)).

Divergence (A) comprise entre $2/5$ et $3/8$ de circonférence.

FIG. 2. — Cicatrices foliaires et bourgeons axillaires du rameau $n+1$ (a) de la figure 1, vus de face.

Au bas et au sommet de chaque tronçon annuel, petites cicatrices correspondant aux cataphylles. Dans la partie moyenne, cicatrices larges laissées par les feuilles végétatives.

Bourgeons axillaires des cataphylles petits. Bourgeons plus gros à l'aisselle des feuilles végétatives. Les plus gros bourgeons ont été détruits sur les parties

âgées de plus d'un an. Les plus petits persistent plus longtemps (nœuds 17, 18, 37 à 42). Entre les plus grandes cicatrices foliaires et leur bourgeon il existe un bourgeon surnuméraire. Ce dernier persiste après la destruction de celui qu'il accompagne (nœuds 43 à 47).

A l'aisselle de la dernière feuille végétative (nœud 66), il n'y a pas de bourgeon. C'est l'emplacement d'une ébauche florale σ très tôt disparue.

67 à 69. — Cicatrices des bractées et rudiments de bourgeons axillaires.

70. — Insertion d'un fruit.

FIG. 1 et 2. — 13 novembre 1932.

Planche II.

FIG. 1. — Tige d'un an (axillaire par rapport à celle dont la partie terminale est représentée planche III, fig. 1); cette tige est longue de 30 cm. environ (sa partie inférieure n'est pas figurée). Bourgeons axillaires, principaux et surnuméraires ont tous évolué en chatons σ à l'exception des deux derniers, très petits.

24 octobre 1932.

FIG. 2. - - Tige semblable à celle de la figure 1, prélevée au printemps suivant. Les petits bourgeons de la base et du sommet de la pousse de 1932 restent à l'état de repos. Au niveau des huit nœuds de la partie médiane, les deux bourgeons superposés ont donné des chatons σ (dont plusieurs sont prématurément tombés).

A la base de la jeune pousse on voit encore les trois écailles (éc.) qui la protégeaient. Le tronçon de 1933 est constitué par dix-sept segments. Les onze premiers portent des feuilles, les deux suivants des bractées et les derniers des fleurs (encore cachées par les jeunes feuilles).

Juglans nigra L., 1^{er} mai 1933.

FIG. 3. — Jeune tige prélevée à un stade plus avancé que celle de la figure précédente. Deux fruits en voie de formation. En dessous, trois bractées caduques (16, 17, 18); la figure 3bis représente la bractée 16. Au nœud 14, une feuille rudimentaire, caduque. Aux nœuds 9 à 13, les vraies feuilles végétatives. Plus bas, cataphylles déjà tombées.

Juglans regia, L., 5 juin 1933.

FIG. 4. — Sommet d'une tige semblable à celle de la figure 3, en automne. Les fruits sont prêts à se détacher, les feuilles sont déjà tombées. Bourgeons axillaires des nœuds $n+6$ à $n+9$: avortés. Ceux des nœuds $n+3$ à $n+5$ sont très gros. Ils renferment l'ébauche de rameaux feuillés. Plus bas (nœuds $n+2$, $n+1...$), les bourgeons, de plus en plus petits, sont également végétatifs. Les chatons σ en voie de formation sont des bourgeons surnuméraires aux nœuds $n+3$ à $n+5$.

FIG. 4bis. — Détail du nœud 4 du rameau. Le bourgeon axillaire principal (I), porté assez haut au-dessus de l'insertion foliaire, est entouré d'une série d'écailles, dont les deux premières (les préfeuilles) sont déjà tombées (on voit leurs cicatrices à droite et à gauche du bourgeon). Le surnuméraire (II) est partiellement entouré par deux écailles, ses préfeuilles. C'est un chaton σ .

Juglans nigra L., 13 novembre 1932.

FIG. 5. — Tige semblable à celle de la figure 4, observée au printemps suivant. Les bourgeons I des nœuds 12 et 13 (homologues de $n+3$ à $n+5$ de la fig. 4), ont donné chacun un rameau feuillé terminé par un épi de fleurs σ , tandis que les bourgeons II des mêmes nœuds ont donné des chatons σ . Au nœud 11, petit rameau uniquement végétatif. Les rameaux feuillés des nœuds 13 et 12 sont composés de sept écailles entières, huit feuilles à limbe divisé, deux bractées, six fleurs σ .

FIG. 5bis. — Cicatrices foliaires jumelles (nœuds 7-8). Cas tératologique.

1^{er} mai 1933.

Planche III.

FIG. 1. — Partie apicale du rameau prolongeant une grosse branche de *Juglans nigra* L. (arbre adulte). La plupart des nœuds portent deux bourgeons superposés. Dans la région médiane du tronçon annuel (nœuds $n+2$ à $n+7$), les deux bourgeons sont différenciés en chatons ♂. Plus haut (nœuds $n+8$ et $n+9$) et plus bas (n et $n+1$), le bourgeon principal renferme l'ébauche d'un rameau végétatif, et le surnuméraire un chaton ♂. Enfin les premiers et les derniers nœuds du tronçon annuel portent seulement des bourgeons renfermant des ébauches de rameaux végétatifs. (Les premiers segments du tronçon annuel ne sont pas représentés par la figure).

FIG. 1bis. — Détails de la figure 1 (cicatrices foliaires et bourgeons des nœuds $n+1$, $n+3$, $n+9$ et $n+11$, vus de face et de profil) montrant la spécialisation des bourgeons aux différents niveaux de la même pousse annuelle.
24 octobre 1932.

FIG. 2. — Plantule de *Juglans nigra* L., environ deux mois après la levée. Aux nœuds 1 et 2 : pétioles cotylédonaire opposés placés presque au même niveau. Aux nœuds 3 à 10 : cataphylles, les inférieures petites, rudimentaires, les supérieures se rapprochant de plus en plus des feuilles végétatives. De 11 à 17 : feuilles végétatives. Elles ont un foliole terminal très grand irrégulièrement lobé chez plusieurs feuilles (les lobes latéraux représentant des folioles incomplètement séparés), et de trois à sept petits folioles latéraux. (Les limbes des feuilles 14 à 17 ont été omis). Aux nœuds 18 à 20 : écailles recouvrant le bourgeon terminal. La jeune plante a terminé sa croissance de première année.

Phyllotaxie : dextre, $A = 2/5$ depuis le nœud 4.

FIG. 2bis. — Quelques nœuds de la tigelle vus de face :

2 : Le cotylédon a été sectionné à son insertion de façon à montrer le bourgeon axillaire muni de ses deux préfeuilles.

4 : Cataphylle entière, ayant à son aisselle un bourgeon relativement gros.

8 : Entre la cicatrice foliaire et le bourgeon (I), on voit une ébauche de bourgeon surnuméraire (II).

Planche IV.

FIG. 1. — Jeune plantule de *Juglans regia* L. La tigelle vient de percer la surface du sol et n'est pas encore complètement dressée.

Aux deux premiers nœuds, les cotylédons. Ils sont insérés presque au même niveau, à 180° l'un de l'autre. Leurs pétioles sont courbés à angle droit ; leurs limbes charnus, bilobés, restent appliqués l'un contre l'autre et inclus dans l'endocarpe. Leurs bourgeons axillaires sont déjà bien visibles.

Les nœuds 3 à 11 portent des ébauches foliaires entières disposées également à 180° l'une de l'autre. Au-dessus de l'insertion de chaque cotylédon il y a donc une rangée verticale d'appendices. (Divergence $A = 1/2$.) Cette ordonnance est brusquement rompue aux nœuds 15 et 16 où nous voyons deux jeunes feuilles avec pétiole et limbe divisé, disposées à peu près à 180° l'une de l'autre, leur plan de symétrie coupant à angle droit celui des appendices sous-jacents.

FIG. 1bis. — Le nœud 9 de la tigelle vu de face et de profil. Feuille écailleuse, légèrement inclinée. Son bourgeon axillaire est déjà bien visible.

FIG. 2. — Plantule semblable à celle de la figure 1, observée à un stade plus avancé, de face et de profil. Les cotylédons sont toujours présents et sont encore entourés des valves de la noix (représentées de profil, à gauche). Les feuilles rudimentaires (nœuds 3 à 16) ne se sont guère développées, tandis que leurs bourgeons axillaires, surtout vers le haut de la plantule, sont devenus assez volumineux. Comme les cotylédons, ils sont disposés par paires, sans être insérés exactement au même niveau deux par deux. Les deux feuilles végétatives (nœuds 17 et 18) possèdent chacune cinq grands folioles. La tigelle a terminé sa croissance. Son point végétatif est protégé par des feuilles rudimentaires écailleuses : le bourgeon terminal hivernant est déjà constitué.

FIG. 2bis. — Un nœud de la partie inférieure et un nœud de la partie supérieure de la tigelle, vus de face et de profil. Ils portent tous deux une feuille écailleuse. La première entoure encore complètement le bourgeon axillaire. La seconde a été rejetée sur le côté par la croissance de celui-ci dont les deux préfeuilles sont déjà bien visibles.

FIG. 3. — Nœuds 1, 11, 13 et 15 d'une plantule observée à un stade plus avancé encore.

En 1, insertion de l'un des cotylédons. Le bourgeon axillaire est écrasé contre la tige par la pression du pétiole cotylédonaire. En p : sa préfeuille droite. Entre ce bourgeon et l'insertion du cotylédon on voit l'ébauche d'un bourgeon surnuméraire.

11. La feuille écailleuse est déjà desséchée. Son bourgeon axillaire est bien développé, on voit à gauche et à droite ses deux préfeuilles (cf. avec fig. 2bis, bourgeon 5).

13. La feuille est tombée, sa cicatrice a été déplacée latéralement par l'accroissement et une légère torsion de la base du bourgeon axillaire. Entre celui-ci (I) et la cicatrice foliaire on voit l'ébauche d'un bourgeon surnuméraire (II) (cf. avec 14, fig. 2bis).

15. Base d'une feuille végétative et son bourgeon axillaire, vus de profil.

FIG. 4. — Sommet de la tigelle d'une plantule de *Juglans regia*. Les microphylls supérieures (a), tout en étant simples comme à l'ordinaire, possèdent un pétiole et un limbe bien différenciés. (Cas exceptionnel.)

Planche V.

FIG. 1. — Plantule de *Juglans regia* L. Elle était pareille à celle de la planche IV, figure 1, quand elle fut décapitée au-dessus de son huitième nœud. La figure la représente soixante-dix-sept jours après.

Les bourgeons axillaires des nœuds 7 et 8 ont donné des tiges portant chacune deux petites feuilles entières, puis une feuille trifoliolée à lobe terminal grand et denté. Le rameau du nœud 8 porte en plus quatre grandes feuilles à cinq-sept folioles (dont la base est seule représentée). Les points végétatifs sont déjà entourés d'écailles : la croissance des tiges est arrêtée et ne reprendra qu'après le repos hivernal.

FIG. 1bis. — Les nœuds 1, 4, 7 et 8 de la tige principale, vus de face. Au nœud 1, entre l'insertion du cotylédon et le bourgeon axillaire principal (dont les deux préfeuilles sont bien distinctes), on voit l'ébauche d'un bourgeon surnuméraire (II). Aux nœuds 7 et 8 I est le rameau qui est sorti du bourgeon axillaire principal à la suite de la taille de la tigelle (le premier nœud de ce rameau porte une feuille rudimentaire et son bourgeon axillaire (a) du côté gauche de la figure). Le bourgeon surnuméraire (II) très petit chez des plantules non taillées est ici volumineux et ses préfeuilles sont bien distinctes, surtout au nœud 8.

FIG. 1ter. — Détails du rameau inséré au nœud 8 de la tige principale :

2. : Cicatrice foliaire de la seconde feuille rudimentaire. Bourgeon axillaire I très développé et ébauche d'un bourgeon II.

4 : Insertion d'une grande feuille, bourgeons I et II bien développés et ébauche d'un bourgeon III.

8 : Première écaille du bourgeon terminal hivernant. La délimitation entre pétiole et limbe n'est pas bien marquée. Les divisions du limbe sont restées à l'état d'ébauches.

Planche VI.

FIG. 1. — Sommet de la tige principale d'un jeune *Juglans regia* L. (âgé de cinq-six ans), vu pendant le repos de la végétation (23 mars 1933). Il est tourné de façon à présenter de face : à gauche la première écaille du bourgeon hivernant, au centre la deuxième et à droite la troisième (partiellement recouverte par la

première). Ce sont des feuilles à pétiole court et épais, ailé, enveloppant hermétiquement le bourgeon. A leur partie apicale on distingue de petites protubérances qui sont les divisions du limbe restées à l'état d'ébauches.

Les écailles et les feuilles végétatives qui étaient insérées aux nœuds précédents (les cicatrices laissées par les cinq dernières sont figurées, traversées en leur milieu par un trait horizontal) sont disposées autour de la tige suivant une même spire dextre, $A = 2/5$.

FIG. 2. — Surface d'insertion de la feuille et bourgeons sériés de *Juglans regia* L. vu de face et de profil. (Il s'agit du nœud portant la plus grande feuille végétative (la 14^e) d'un rameau « gourmand » qui s'était développé sur une grosse branche d'un arbre adulte. Ce rameau, très vigoureux, était long de 68 cm. et portait dix-neuf feuilles végétatives.)

Le bourgeon axillaire principal (I) presque entièrement recouvert de deux écailles symétriques (ses préfeuilles) est porté à une certaine distance de l'insertion de la feuille. Le bourgeon surnuméraire (II) est comme une réduction du bourgeon (I), placée plus près de l'aisselle foliaire. Le bourgeon III est tout petit et placé entre le bourgeon II et la feuille.

26 juillet 1932.

FIG. 3. — Surface d'insertion d'une feuille et bourgeon sériés de *Juglans nigra* L. (Nœud le plus développé [le 14^e] d'un « rameau gourmand » long de 1^m30, portant dix-neuf feuilles végétatives). Cf. avec la figure 2.

Les préfeuilles du bourgeon I possèdent des rudiments de folioles. Les bourgeons sont plus proéminents et plus espacés que chez *Juglans regia*. Entre le bourgeon III et l'insertion de la feuille on voit un bourrelet de tissus.

26 juillet 1932.

FIG. 4. — Surface d'insertion d'une feuille et bourgeons sériés de *Juglans cinerea* L. (Nœud le plus développé [le 15^e] d'un rameau « gourmand » long de 1^m10, portant vingt feuilles végétatives). Cf. avec les figures 2 et 3.

Les préfeuilles du bourgeon principal sont nettement lobées.

Les bourgeons sont plus proéminents et plus espacés encore que chez *Juglans nigra*. Il y a en plus un petit bourgeon IV.

13 août 1932.

FIG. 5. — Sommet de la tige principale d'un jeune *Juglans regia* (âgé de cinq-six ans), semblable à celui de la figure 1, vu peu après l'éclosion du bourgeon hivernant.

$n, n+1, n+2$: les trois écailles du bourgeon. La deuxième et surtout la troisième, ont subi une elongation dans leur région basale.

$n+3$: feuille munie d'un limbe composé, mais rappelant les écailles par ses petites dimensions et la forme large et ailée de son pétiole.

$n+4$, etc. : feuilles végétatives en voie de croissance active.

La spirale senestre, $A = 2/5$, selon laquelle étaient disposées les feuilles végétatives de l'année précédente et les écailles du bourgeon hivernant, se continue dans la jeune pousse.

FIG. 6. — Jeune tige provenant du plus gros bourgeon axillaire de la tige principale d'un *Juglans regia* de cinq-six ans dont le sommet avait été accidentellement détruit. (Cette tige est donc destinée à former le prolongement de la flèche.)

1 et 2 : les préfeuilles de la tige, écailles petites et entières opposées, insérées presque au même niveau, à droite et à gauche par rapport à la feuille axillante (dont on voit l'insertion au bas de la figure).

4, 5 : écailles internes du bourgeon, entières, rubanées, formant une paire dont le plan de symétrie coupe à angle droit celui des préfeuilles.

5 6 : écailles avec rudiment de limbe. Leur plan de symétrie passe par celui des préfeuilles.

7, 8 : écailles avec petit limbe. Transition entre la position sensiblement opposée-décussée des six premiers appendices et l'arrangement spiralé des feuilles végétatives 9, 10, etc. A comparer avec la figure 5.

PLANCHE I.

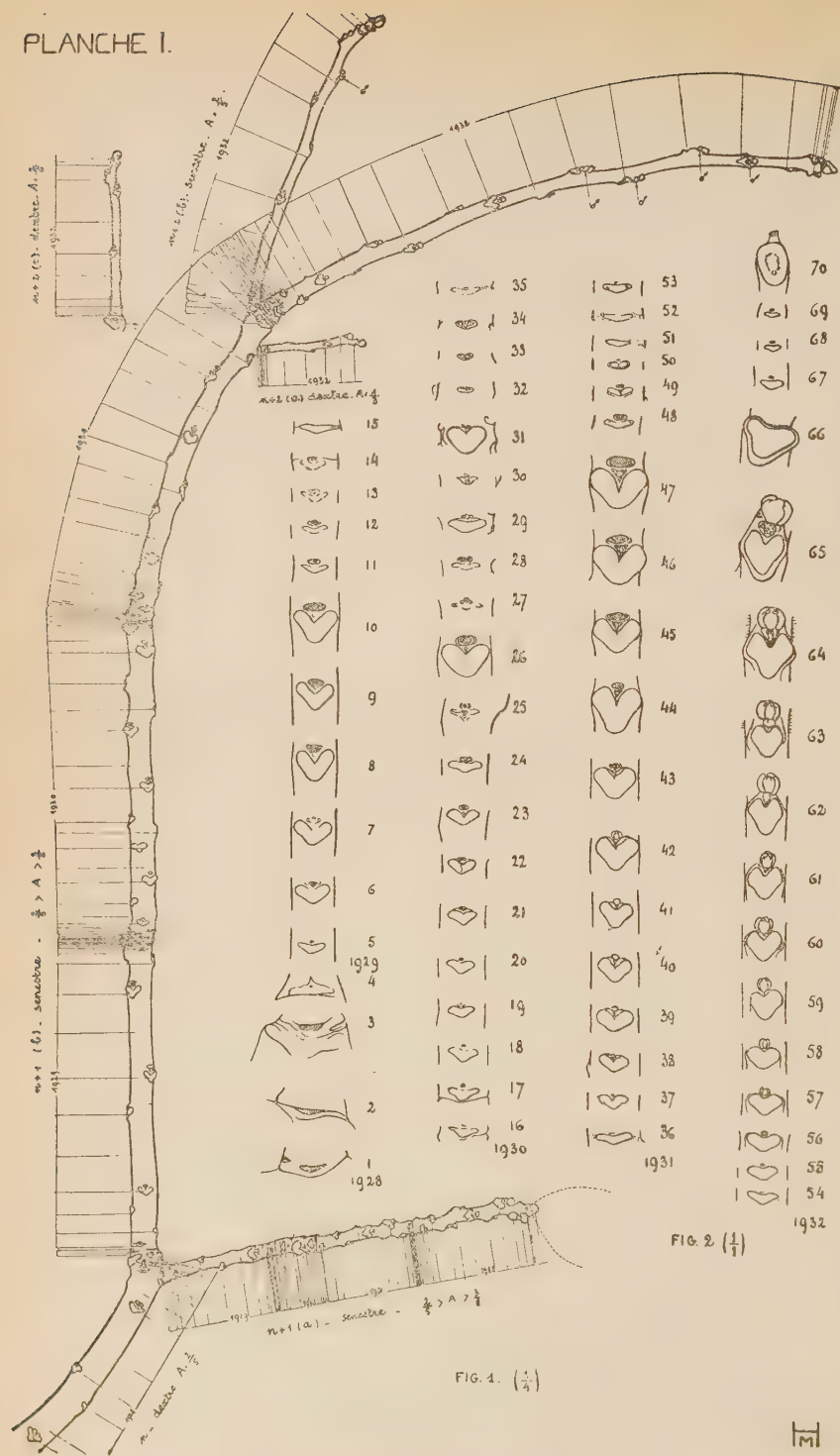


PLANCHE 2.



PLANCHE 3.

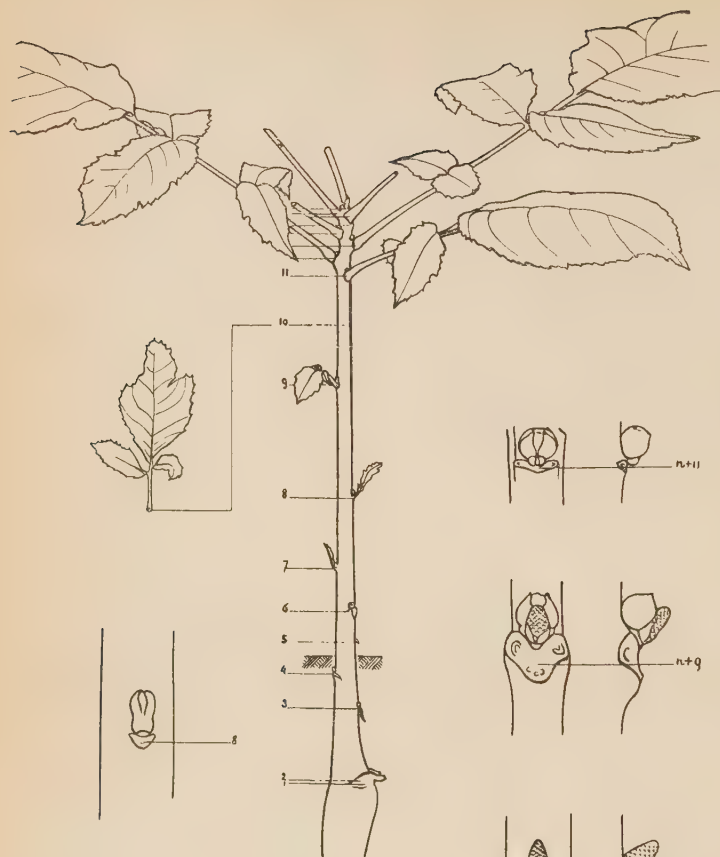


FIG. 2.
($\frac{1}{2}$)

FIG. 2^{1/2}. ($\frac{25}{1}$)

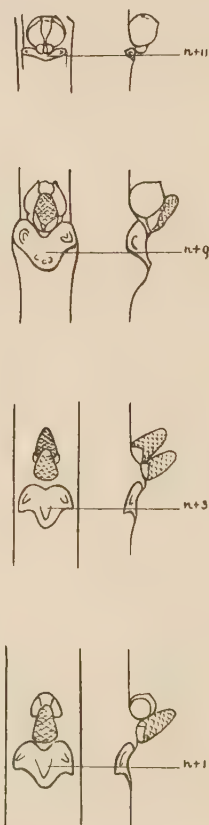


FIG. 1^{1/2}.
($\frac{1}{4}$)



FIG. 1.
($\frac{1}{4}$)

PL. 4.



FIG. 1.
($\frac{1}{2}$)



FIG. 1.25 ($\frac{2.5}{1}$)

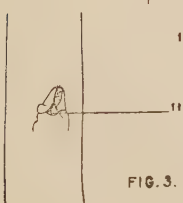
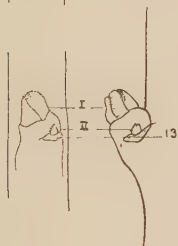


FIG. 3. ($\frac{2.5}{1}$)

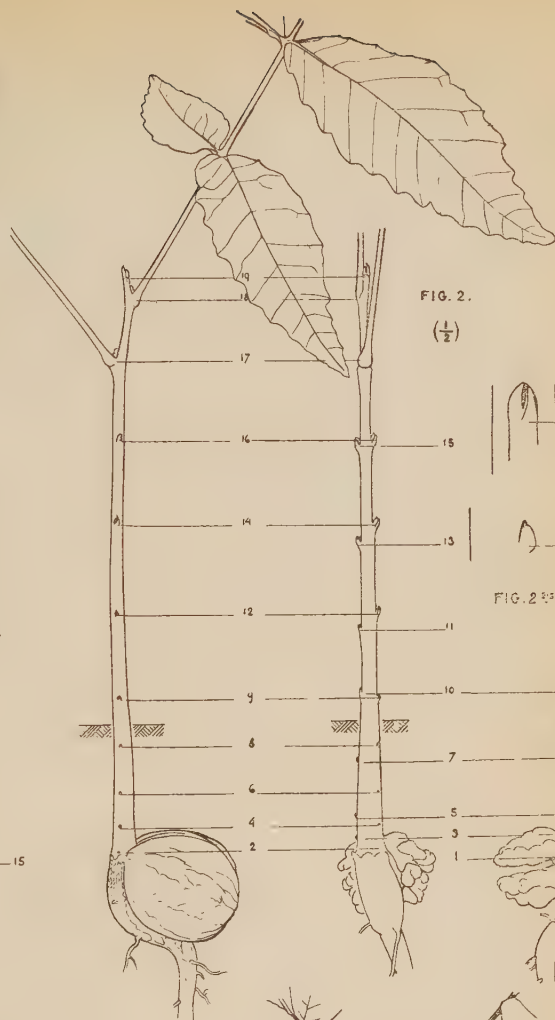


FIG. 2.
($\frac{1}{2}$)

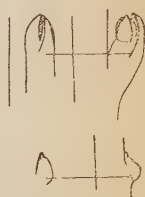


FIG. 2.25 ($\frac{2.5}{1}$)

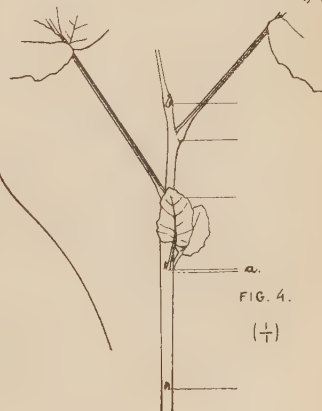


FIG. 4.
($\frac{1}{2}$)



PLANCHE 5.

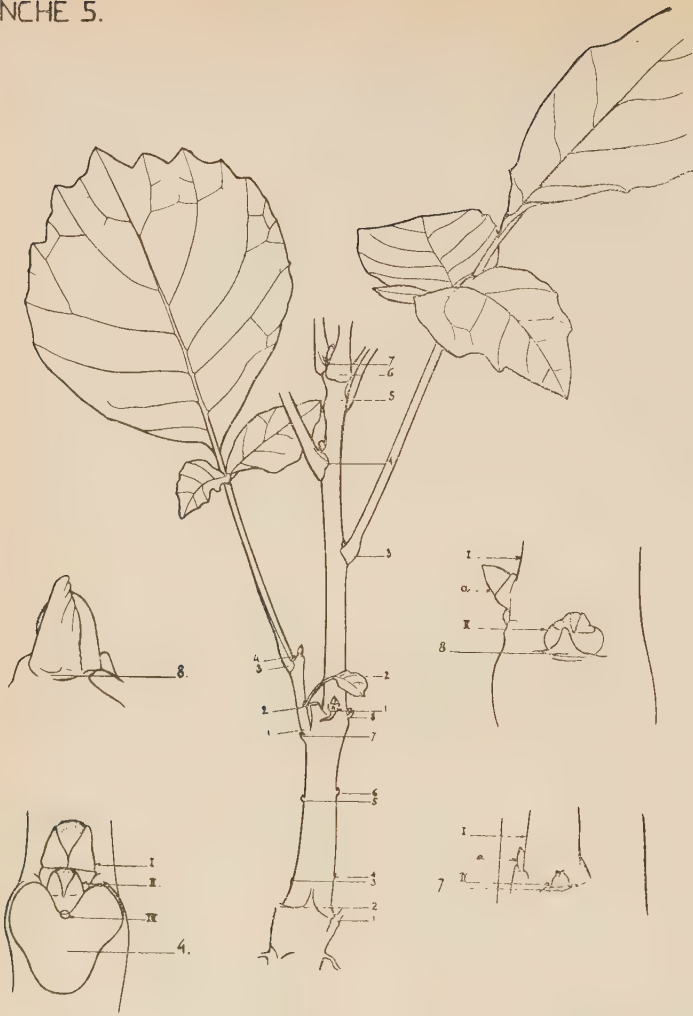


FIG. 1.
($\frac{1}{2}$)

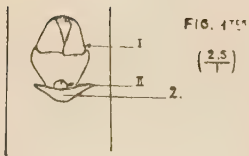


FIG. 1^{1/2}
($\frac{2.5}{1}$)

FIG. 1^{2/3}
($\frac{2.5}{1}$)

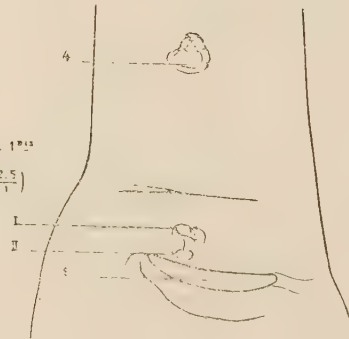


PLANCHE G.

FIG. 1.

(+)

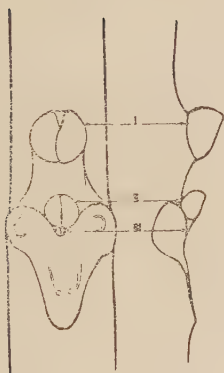
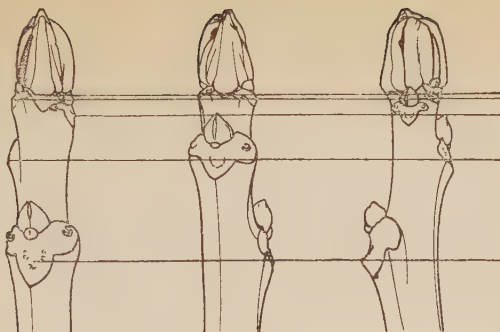


FIG. 2. ($\frac{2}{1}$)

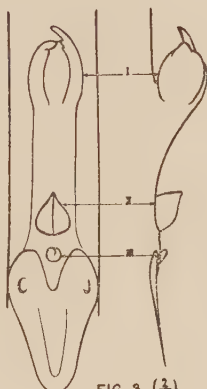


FIG. 3. ($\frac{2}{1}$)

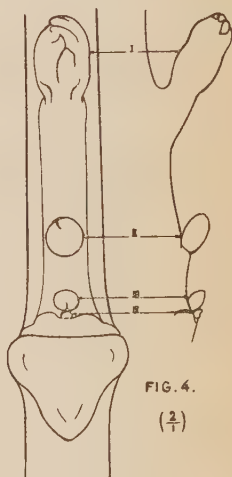


FIG. 4.

($\frac{2}{1}$)

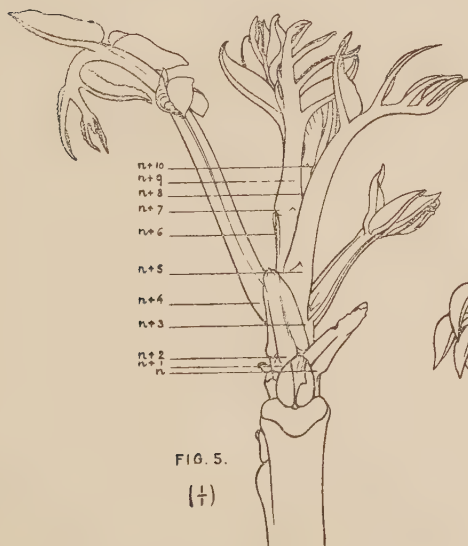


FIG. 5.

(+)

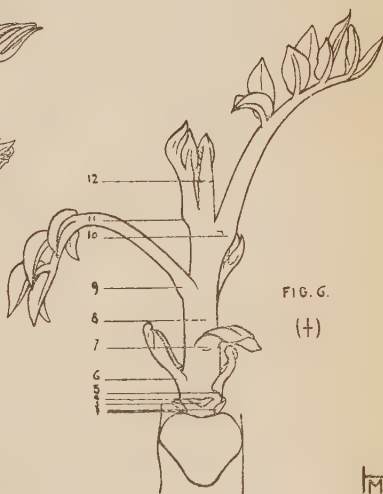


FIG. 6.

(+)

Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz,

par P. PRÉVOT et RAY. BOUILLENNE.

(Première note.)

INTRODUCTION

Le travail que nous présentons constitue la première partie d'une étude sur l'apparition de méristèmes de tiges ou de racines, aux dépens de cellules de tissus déjà différenciés, dans les feuilles de *Begonia Rex* Putz.

Il est remarquable, en effet, de constater que, dans certaines conditions, des cellules différenciées peuvent reprendre les caractères de cellules méristématiques, se dédifférencier physiologiquement et morphologiquement, se diviser activement et donner naissance à de nouveaux méristèmes qui pourront se développer en tiges ou racines.

L'initiation de méristèmes a retenu l'attention de nombreux chercheurs. La plupart d'entre eux décrivent cette initiation comme un phénomène de « régénération ».

Ce terme « régénération » peut prêter à confusion, car il groupe des phénomènes biologiques tout à fait différents les uns des autres.

Au sens propre, « régénération » signifie : *reconstitution* d'une partie d'organe ou d'organisme enlevée par accident ou par expérience, comme la régénération de méristèmes blessés (Lopriore, 1892 [1]; Simon S., 1904 [2]; Mirskaja 1929, et 1930 [3, 4]).

Ce même mot « régénération » a été appliqué à un autre groupe de phénomènes. Ainsi, en 1926, dans son ouvrage

Les Bases physico-chimiques de la Régénération, Loeb (5) étudie les facteurs de la « régénération » des bourgeons et des racines dans les dents des feuilles de *Bryophyllum calycinum* Salisb. Or, ces bourgeons et ces racines existent à l'état embryonnaire avant tout expérimentation ⁽¹⁾. Par conséquent, Loeb étudie simplement le réveil et non la régénération, la reconstitution de masses méristématiques.

Nous désirons bien préciser, en commençant, que notre étude néglige les deux points de vue précédents : régénération proprement dite et réveil végétatif de méristème existant.

Elle s'intéresse uniquement à l'initiation de méristèmes de tiges ou de racines dans des tissus différenciés. Aussi, pour éviter toute confusion, nous proposons d'appeler « néoformation » le phénomène que nous étudions ici.

*
* *

L'étude de la néoformation est extrêmement vaste et il n'entre pas dans notre projet de la traiter dans son ensemble. Elle rencontre notamment deux points de vue qui ont une grande importance biologique :

1° Activation d'une cellule différenciée, facteurs qui la dédifférencient et la font entrer dans une phase de divisions intensives;

2° Orientation des divisions vers la formation de méristèmes de tiges ou de racines et localisation de ces néoformations.

(1) L'existence de bourgeons et de racines dans les dents des feuilles de *Bryophyllum calycinum* avait été signalée par H. BERGÉ, 1877 (6, 7). Le travail de M. E. TAYLOR (1932 [8]) montre que ces ébauches dérivent directement de cellules restées à l'état méristématique dans l'ontogénèse de la feuille. L'apparition de bourgeons et de racines sur les feuilles de *Bryophyllum* constitue donc le développement de méristèmes déjà formés et non leur néoformation (voir R. BOUILLENNE, H. et F. WENT, 1933 [9]).

Le premier point de vue, qui sollicite depuis longtemps l'attention de nombreux chercheurs, met en œuvre des techniques de fine physiologie cellulaire et trouve dans les œufs d'animaux marins, dans certains éléments unicellulaires, etc., un matériel de choix. Des recherches expérimentales à ce sujet sortent du cadre que nous nous sommes tracés; cependant, lorsqu'il y a lieu, nous prenons dans les données actuelles de la littérature les faits et hypothèses qui nous sont nécessaires.

Nous nous désintéresserons des cas où l'activation expérimentale des cellules donne lieu à des proliférations (tumeurs) sans néoformation d'organes. Certains auteurs, en effet, ont obtenu de semblables résultats en étendant sur des feuilles des solutions diluées de carbonate de cuivre ammoniacal, chlorure de cuivre, acétate de cuivre, nitrate de cuivre, sulfate de cuivre (H. von Schrenk, 1905, [10]; W. R. Taylor, 1919, [11]); ou en injectant des sels de cuivre, huiles de vaseline et de paraffine, sels de lithium, ammoniacque, sels d'ammoniacque, divers poisons, ou en exposant la plante (*Ricinus communis*) à des vapeurs d'ammoniacque (E. F. Smith, 1917, [12]) : la pression osmotique des tumeurs serait alors supérieure à celle des tissus sains); ou bien encore en injectant *Bacterium tumefaciens* ou simplement en refroidissant des feuilles de *Ricinus*, *Beta*, *Bryophyllum* (R. B. Harvey, 1920 [15]); dans ces deux cas, la pression osmotique n'interviendrait pas, mais la concentration en ions H^+ serait diminuée, favorisant les activités de catalase, oxydase et peroxydase.

Cependant, parmi les cas de proliférations expérimentales, nous retiendrons les travaux d'E. F. Smith (1917 [13, 14]), qui constate que toute substance soluble, sauf une substance nocive, plasmolysante ou absorbante d'oxygène, libérée continuellement en excès et localement dans les tissus est capable de provoquer des proliférations par suite de l'augmentation de la tension superficielle qu'elle

provoque. Cette action physique diminuerait, d'après l'auteur, l'influence de facteurs inconnus, qui, dans un tissu sain, tiendraient la multiplication cellulaire en échec.

Nous nous arrêterons également à certaine publication de Harvey (1920, [15]), qui met en jeu l'hypothèse de substances stimulatrices (de la nature du catéchol) capables, en se localisant, de provoquer une augmentation du métabolisme et partant des multiplications cellulaires, et à celle de B. Wehnelt (1927, [16]), qui révèle l'activité des extraits de jeunes feuilles de *Phaseolus* dans le réveil des mitoses (face interne du péricarpe de la même plante), activité proportionnelle à la quantité de substances stimulantes, résistant à l'ultrafiltration du jus, à la chaleur, et capable aussi de déclancher des mitoses à la surface de la feuille d'*Echeveria*.

Enfin, nous attendrons que les récentes recherches de F. S. Hammet (1929-1932, [17, 18]) aient jeté sur la question la lumière qu'elles semblent devoir apporter. Elles mettent en évidence le rôle du groupe —SH (sulfhydryle), qui est concentré dans les régions en voie de multiplication cellulaire et qui, d'après l'auteur, règle spécifiquement les mitoses. Les travaux de L. Rapkine (1931, [19]) confirment ces résultats fort intéressants.

Nous pouvons espérer que la lumière se fera sur les causes de l'accumulation du groupe SH en certains endroits de prolifération cellulaire, sur le mécanisme de son action mitotique à côté des autres facteurs (pression osmotique, hydratation, fermentation) du métabolisme des tissus en voie de croissance.

Le second point de vue, auquel nous nous intéressons particulièrement, prolonge le problème de la prolifération cellulaire. Il consiste essentiellement à savoir comment ces divisions cellulaires sont orientées vers la formation d'un méristème de tige ou de racine. La littérature en est bien exposée dans les excellentes et récentes

monographies sur les boutures de tiges (Plett, 1921, [20]), de racines (Twele, 1929, [21]) et de feuilles (Hagemann, 1931, [22]). Ces travaux nous dispensent d'effectuer la critique bibliographique du sujet dans un ordre purement chronologique. Ils nous permettent d'amener en ordre désirable la comparaison des résultats déjà publiés avec ceux que nous avons obtenus, ainsi que la discussion, en temps voulu, des diverses interprétations.

*
* *

Le choix du matériel, pour l'étude projetée, devait répondre à des nécessités expérimentales bien définies :

1° Phénomènes de néoformation rapides, pour permettre un grand nombre d'expériences;

2° Certitude d'apparition de méristèmes à partir de cellules déjà différenciées. Nous avons évité soigneusement les cas où il y a des bourgeons ou des racines préformés;

3° Identité aussi parfaite que possible des organismes mis en expérience (âge, conditions de culture, etc.);

4° Possibilité de travailler sur un grand nombre d'exemplaires.

Nous avons tenté divers essais sur *Cardamine pratensis* Hook., *Cotyledon orbiculata* Linn., *Echeveria secunda* Booth, *Kalanchoë flammea* Stapf, *Rochea Falcata* D. C., *Kleinia ficoides* Haw., *Pachyphytum bracteosum* Link., *Echeveria metallica* Hort., sans obtenir les conditions expérimentales désirables.

Begonia Rex Putz, au contraire, convient parfaitement : les phénomènes de néoformation consistent véritablement en une apparition de méristèmes à partir de cellules différenciées.

Ensuite, *Begonia Rex* manifeste très facilement des néoformations de bourgeons et de racines, au bout d'une

quinzaine de jours; il suffit de placer des feuilles ou fragments de feuilles sur de la cendrée, en serre, dans de bonnes conditions de température et d'humidité. C'est d'ailleurs le moyen utilisé en horticulture pour la propagation de ces plantes.

Comme on ne rencontre presque plus l'espèce pure, nous avons été obligés, étant donné le grand nombre de feuilles nécessaires à nos expériences, qui ont duré deux ans, d'utiliser divers hybrides. Notre matériel provient en majeure partie des serres de l'Institut de Botanique de Liège et, à la fin de notre travail, des serres de l'éminent orchidophile M. Sladden, que nous désirons remercier de tout cœur pour son obligeance et son amabilité.

Au point de vue végétatif, toutes les feuilles mises en expérience furent choisies aussi semblables que possible (taille, âge, conditions de culture de la plante mère). Après divers essais, nous avons utilisé d'une manière régulière des feuilles à l'état adulte, provenant de méristèmes adultes.

Notre travail comprend 4 chapitres :

1° Étude d'ensemble de l'apparition des néoformations chez *Begonia Rex*;

2° Différences anatomo-physiologiques entre les deux extrémités d'un morceau de feuille;

3° Facteurs déterminant la néoformation des racines;

4° Facteurs déterminant la néoformation des bourgeons.

CHAPITRE PREMIER

LES NEOFORMATIONS DANS *BEGONIA REX* PUTZ.

Expériences préliminaires.

Cette plante a déjà été très étudiée au point de vue des néoformations et les phases histologiques du phénomène ont été établies depuis longtemps. (Hofmeister, 1868

[23]; Sachs, 1874 [24]; Regel, 1876 [25]; Vöchting, 1878 [26, 27]; Hansen, 1881 [28, 29]; Beyerinck, 1882 [30]). On trouvera un bon résumé de ces travaux dans l'ouvrage de Hartsema (1926 [31, 32]).

Première expérience. — LOCALISATION.

En serre, nous avons mis en expérience, sur de la cendrée, un grand nombre de feuilles de *Begonia Rex* Putz, soit entières, soit en fragments.

Au bout de peu de temps (15 jours) les feuilles entières manifestent aux extrémités du pétiole, du côté de la tige (*extrémité proximale* [¹]), et du côté du limbe, à la base de celui-ci (*point pétiolaire*), de légères protubérances. Celles-ci apparaissent en anneau autour du pétiole. Généralement, au point pétiolaire, elles sont rouges et se développent en bourgeons feuillés, tandis qu'à l'extrémité proximale du pétiole, elles sont moins colorées et produisent des racines. Dans ce dernier cas, on constate qu'après l'apparition des racines, des bourgeons feuillés commencent à se montrer. De sorte que si, au point pétiolaire, nous n'avons eu que des bourgeons (²), à l'extrémité proximale du pétiole, nous avons eu à la fois des racines et des bourgeons.

Ces néoformations de racines et de bourgeons se développent et, aux mêmes endroits, multiplient leur nombre. Ensuite, après un certain temps (10 jours), une série de protubérances apparaissent en ordre basifuge sur les deux faces des nervures principales (³). En même temps, ce

(1) Nous appelons extrémité proximale de la feuille celle qui est la plus voisine du point d'insertion de la feuille sur la tige, et extrémité distale celle qui est opposée à la première.

(2) Dans les feuilles jeunes cependant, nous avons constaté l'apparition de racines au point pétiolaire (voir expérience 2).

(3) Les nervures principales rayonnent à partir du point pétiolaire; les nervures secondaires raccordent entre elles les nervures principales.

phénomène se produit aux points de bifurcation des nervures principales.

Les bourgeons qui se développent convenablement forment d'abord des feuilles, puis des racines, qui, se fixant au sol, donnent ainsi naissance à de nouveaux individus.

Les phénomènes que nous venons de décrire pour une feuille entière se produisent de la même manière pour des fragments de feuille : des protubérances apparaissent sur la nervure principale du fragment, à l'extrémité proximale de celui-ci, et évoluent en bourgeons et en racines.

Le point important à signaler, c'est que *les néoformations sont uniquement localisées sur les nervures, à l'extrémité proximale des feuilles et des fragments de feuilles*. Ce fait a d'ailleurs été observé par différents auteurs (voir Hartsema, 1926 [32]). Cependant, il nous a paru nécessaire de préciser davantage cette conclusion par un contrôle histologique aux deux extrémités des fragments; en effet, l'extrémité distale pourrait élaborer des points méristématiques nouveaux dont le développement serait inhibé pour des raisons diverses (déficience de nutrition, par exemple).

Les coupes en séries, pratiquées aux divers stades de l'apparition des néoformations, montrent, à l'extrémité proximale, de nombreux recloisonnements aboutissant à la formation de méristèmes de tiges et de racines; à l'extrémité distale, aucune ébauche de néoformation n'est visible.

Cette étude histologique confirme nettement la localisation des ébauches méristématiques à l'extrémité proximale des morceaux de feuille.

Aux extrémités proximales des fragments de feuilles, les protubérances de néoformations évoluent soit en bourgeons, soit en racines. De plus, elles apparaissent côte à côte. La question qui se pose immédiatement est de savoir si ces protubérances ont la même origine histologique.

Nos observations à ce sujet ne laissent aucun doute :

1° Les bourgeons adventifs proviennent de cellules épidermiques de la face inférieure ou supérieure de la feuille. Le parenchyme chlorophyllien intervient également;

2° Les racines prennent naissance dans le péricycle des nervures.

Nous confirmons ainsi la plupart des résultats que les auteurs ont obtenus sur *Begonia Rex* quant à l'origine des néoformations de bourgeons et de racines, entre autres ceux de Hartsema.

Deuxième expérience. — AGE DES FEUILLES.

Sur une même plante, la taille et l'aspect des feuilles varient. En effet :

1° Les feuilles provenant d'un méristème de tige encore courte et jeune restent plus petites, même lorsqu'elles ont terminé leur croissance en surface, que celles provenant d'un méristème de tige plus longue et un peu plus âgée.

Leurs particularités dépendent donc de l'âge du méristème qui les a formées (Ray. Bouillenne, 1927 [33]);

2° Les feuilles qui ne sont pas encore entièrement développées sont plus turgescentes, ont un pétiole proportionnellement plus gros, des poils plus raides que les feuilles qui ont complètement achevé leur ontogénèse. Il y a donc aussi une certaine influence venant de l'état de leur développement.

Nous avons donc procédé à une expérience préalable destinée à fixer le choix de notre matériel.

Nous avons pris des feuilles d'âges différents, provenant de méristèmes jeunes (séries I et II) et de méristèmes âgés (série III).

Les feuilles sont placées sur de la cendrée, dans une

Influence de l'état de maturité de la

		Après 17 jours.				Après 24 jours.				Après 36 jours.			
		Pétiole		Point pétioilaire		Pétiole		Point pétioilaire		Pétiole		Po pétioilaire	
		r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.
Feuilles provenant de méristèmes de tiges jeunes.	Série I.												
	N° 1 . . .	+	0	0	0	++	0	0	0	+++	+	0	0
	N° 2 . . .	+	0	0	0	++	0	0	0	+++	+	1 r.	0
	N° 3 . . .	+	0	0	0	++	+	0	0	+++	++	0	0
	N° 4 . . .	+	0	0	0	++	0	0	0	+++	0	0	0
	N° 5 . . .	3 r.	0	0	0	+	0	0	0	++	0	0	0
	Série II.												
	N° 1 . . .	+	0	1 r.	0	++	+	0	0	+++	++	0	0
	N° 2 . . .	+	0	1 r.	0	++	+	1 r.	0	+++	++	2 r.	0
	N° 3 . . .	+	0	0	0	++	+	0	0	+++	++	2 r.	0
	N° 4 . . .	+	0	0	0	++	+	0	0	+++	++	3 r.	0
	N° 5 . . .	+	0	0	0	++	+	0	0	+++	+	0	0
	N° 6 . . .	+	0	0	0	++	0	0	0	++	0	0	0
	N° 7 . . .	0	0	0	0	5 r.	0	0	0	+	0	0	0
Feuilles provenant de méristèmes de tiges adultes.	Série III.												
	N° 1 . . .	nécr.											
	N° 2 . . .	++	0	1 r.	+++	+++	0	0	+++				
	N° 3 . . .	+++	0	0	+++	+++	0	0	+++	+++	0	0	0
	N° 4 . . .	5 r.	0	0	0	+++	0	0	0	+++	1 b.	0	0

LÉGENDE :

- + = quelques néoformations.
 ++ = néoformations nombreuses.
 +++ = néoformations très nombreuses.

a plante sur les néoformations.

Après 59 jours.			Après 67 jours.				Après 92 jours.				Après 108 jours.			
b.	Point pétiole		Pétiole		Point pétiole		Pétiole		Point pétiole		Pétiole		Point pétiole	
	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.
+	0	2 b.	+++	+	0	+	+++	+++	0	+				
++	3 r.	0	+++	++	+	0	+++	++	+	0				
+++	0	0	+++	+++	0	0	+++	+++	0	0				
2 b.	0	0	+++	+	0	0	+++	+	0	0	+++	+	0	0
0	0	0	++	0	0	0	++	0	0	0	++	0	0	0
++	0	3 b.	+++	++	0	+	+++	++	0	+				
+++	0	4 b.	+++	+++	0	++	+++	+++	0	+++				
++	0	3 b.	+++	+++	0	+	+++	++	0	++				
+++	0	5 b.	+++	+++	0	++	+++	++	0	+++				
+	0	2 b.	+++	+	0	+	+++	++	0	++				
0	0	0	++	0	0	0	++	0	0	0	++	0	0	0
0	0	0	+	0	0	0	+	0	0	0	+	0	0	0
1 b.	0	0	+++	1 b.	0	0	+++	1 b.	0	0	+++		0	+

= racines.

= bourgeons.

(Le nombre de r. ou de b. n'est précisé que lorsqu'il y en a très peu.)

couche couverte de plaques de verre, et sont arrosées tous les jours.

Les résultats sont fournis par le tableau I. Les feuilles 4 et 5 (série I), 6 et 7 (série II) et 4 (série III) n'avaient pas encore terminé leur ontogénèse et elles ont continué à croître pendant l'expérience.

L'examen de ce tableau montre que *les feuilles jeunes ont une faculté de néoformation moindre que les feuilles adultes et que les feuilles provenant de méristèmes jeunes produisent des néoformations moins facilement que des feuilles provenant de méristèmes adultes.*

Nous avons suivi les indications de l'expérience 2 et nous nous sommes astreints dans tous nos essais à utiliser uniquement des feuilles ayant atteint leur surface foliaire maximale, donc, n'ayant pas été formées à la base (méristème trop jeune) ou au sommet (feuilles trop jeunes) des tiges. En somme, nous n'avons cueilli que des feuilles de la portion médiane des tiges, au moment où la surface foliaire ne se modifie plus.

Troisième expérience. — FRAGMENTATION DES FEUILLES.

Des morceaux de feuilles de formes diverses ont été placés sur de la cendrée. Il y a (tableau II) :

1° Des morceaux de feuilles de taille moyenne (n^{os} de 1 à 7);

2° De tout petits morceaux de feuilles (n^{os} de 8 à 24);

3° Un morceau de feuille dont la nervure principale a été incisée en différents endroits (n^o 25);

4° Deux morceaux de feuille dont le limbe et les nervures ont été tranchés transversalement (n^{os} 26 et 27);

5° Deux nervures principales isolées du limbe (n^{os} 28 et 29);

6° Une nervure principale à laquelle un petit morceau de limbe est adhérent (n^o 30).

On arrose ces morceaux de feuilles une ou deux fois tous les jours. Température moyenne : 20° C.

Les résultats sont indiqués au tableau II.

1° Les morceaux de feuilles ne montrent de bourgeons

TABLEAU II

Localisation des néoformations sur des morceaux de feuilles
de formes variées.

Numéro des morceaux de feuilles.	Côté proximal.	Côté distal.	Numéro des morceaux de feuilles.	Côté proximal.	Côté distal.
1	r. + b.	0	16	x	x
2	r. + b.	0	17	x	x
3	r. + b.	0	18	x	x
4	r. + b.	0	19	r. + b.	0
5	x	x	20	r. + b.	0
6	x	x	21	r. + b.	0
7	r. + b.	0	22	r. + b.	0
8	r. + b.	0	23	r. + b.	0
9	r. + b.	0	24	r. + b.	0
10	r. + b.	0	25	r. + b.	0
11	r. + b.	0	26	r. + b.	0
12	r. + b.	0	27	r. + b.	0
13	r. + b.	0	28	r. + b.	0
14	r. + b.	0	29	r. + b.	0
15	x	x	30	r. + b.	0

LÉGENDE :

r. = présence de racines.

b. = présence de bourgeons.

0 = absence de bourgeons et de racines.

x = mort sans néoformation.

et de racines qu'à leur extrémité proximale et sur les nervures;

2° Quand, sur un morceau de feuille, la nervure principale est divisée, par une incision, en deux ou plusieurs tronçons transversaux, les bourgeons et les racines se forment à l'extrémité proximale de chaque tronçon de la nervure;

3° De très petits morceaux de feuilles peuvent donner des bourgeons et des racines à l'extrémité proximale de leurs nervures;

4° Des bourgeons et des racines apparaissent à l'extrémité proximale de nervures principales isolées du limbe de la feuille (n^{os} 8 et 9);

Par conséquent, *les fragments de feuille, quelles que soient leur forme et leur taille, révèlent des protubérances à l'extrémité proximale de la nervure principale et rien à l'extrémité distale.* Aucun fragment, parmi plusieurs centaines expérimentés dans les conditions précisées plus haut, n'a révélé d'exception. Il s'agit donc d'un fait absolument constant.

Cette localisation précise et nette nous permettra d'étudier le problème des facteurs divers qui provoquent ou permettent les néoformations de racines et de tiges.

(A suivre.)

Institut de Botanique, Université de Liège.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- (1) LOPRIORE, G., Ueber die Regeneration geschpaltenen Wurzeln, (*Ber. der Botan. Gesell.*, **10**, 76-83, 1892.)
- (2) SIMON, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitzen. (*Jahrb. f. Wissenschaft. Botan.*, **14**, 103, 1904.)
- (3) MIRSKAJA, L., Ueber Regenerationsvorgänge an Vegetationspunkten von *Tradescantia guyanensis*. (*Anz. Akadem. der Wissenschaft. Wien*, **66**, 31, 1929, et *Planta*, **8**, 27-35, 1929.)
- (4) — Ergänzungsvorgänge an langsgespaltenen Stämmen vom *Mirabilis Jalapa*. (*Flora*, **124**, 315-332, 1930.)
- (5) LOEB, *Les Bases physico-chimiques de la Régénération*, 1 vol., 1926.

- (6) BERGE, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum Calycinum*. (Inaug. Diss, 62 p. Zurich, 1876.)
- (7) — *Gewebeneubildung an Blattsteckelungen von Bryophyllum*. Zurich, 1877.
- (8) TAYLOR, M. E., The Morphology of Regeneration in *Bryophyllum Calycinum*. (*Am. Jour. of Bot.*, **19** [1], 32-40, 1932.)
- (9) RAY, BOUILLENNE et F. WENT, Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. (*Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg*, **43**, 1933.)
- (10) VON SCHRENK, H., Intumescences formed as a Result of chemical Stimulation. (*Missouri Bot. Garden*, **16**, 125, 1905.)
- (11) TAYLOR, W. R., On the Production of new cells Formation in Plants. (*Contrib. Univ. Pennsylvania, Bot. Labor*, **4**, 27, 1919.)
- (12) SMITH, E. F., Mechanism of Overgrowth in Plants. (*Proc. Am. Philo. Soc.*, **56**, 437, 1917.)
- (13) SMITH, E. F., Mechanism of Tumor growth in Crowngall. (*Journ. of Agric. Research*, **8**, 165, 1917.)
- (14) — The Cause of Proliferation on *Begonia phyllomaniaca*. (*Proc. Nat. Ac. Sc., U. S. A.*, **5**, 36, 1919.)
- (15) HARVEY, R. B., Relation of Catalase, Oxidase, and H⁺ Concentration to the Formation of Overgrowths. (*Am. Journ. Bot.*, **7**, 211, 1920.)
- (16) WEHNELT, B., Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen. (*Jahrb. f. wissenschaftl. Bot.*, **66**, 773, 1927.)
- (17) HAMMET, F. S., The Chemical Stimulus essential for Growth by Increase in Cell Number. (*Protoplasma*, **7**, 297, 1929.)
- (18) — The Effect of Radium on Glutathione and its biological Significance. (*Ibid.*, **10**, 422, 1932.)
- (19) RAPKINE, L., Sur les processus chimiques au cours de la division cellulaire. (*Ann. Phys. et Physicochimie biol.*, **7**, 383, 1931.)
- (20) PLETT, W., Untersuchungen über die Regenerations Erscheinungen an Internodien. (Diss., Hamb., 46 p., 1921.)
- (21) TWELE, *Untersuchungen über regenerative Organbildung*. Hamburg, 1929.
- (22) HAGEMANN, Untersuchungen und Blattstecklingen. (*Die Gartenbauwissenschaft.*, **6**, 1931.)
- (23) HOFMEISTER, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. (*Hist. Handb. Physiol. Bot.*, **1**, 405, 1868.)
- (24) SACHS, J., *Lehrbuch der Botanik*. 4 Aufl., 1874.
- (25) REGEL, F., Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. (*Jena Zeitschr. f. Naturw.*, **10**, 447, 1876.)
- (26) VÖCHTING, A., Ueber Organbildung in Pflanzenreich. (*Phys. Unters. über Wachst. u. Lebenseinheiten*, Teil I, Bonn, 1878.)
- (27) — Ueber Organbildung in Pflanzenreich. (*Ibid.*, Teil II, Bonn, 1884.)

- (28) HANSEN, A., Ueber Adventivbildungen (*Sitzungb. der Physik Soc. zu Erlangen*, **12**, 114, 1880.)
- (29) — Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. (*Abh. der Senckenberg. Nat. Gesell.*, **12**, 1881.)
- (30) BEYERINCK, Over het Ontstaan van Knoppen en Wortels uit Bladen. (*Ned. Arch.*, **2**, Serie 3, *Kruidkundig Arch.*, 1882.)
- (31) HARTSEMA, A. M., Over het Ontstaan van sekundaire Meristem op de Bladeren van *Begonia Rex*. (*Dissert. Utrecht*, Amsterdam, 74 p., 1924.)
- (32) — Anatomische und Experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildung an Blättern von *Begonia Rex*. (*Rec. Trav. bot. néerl.*, **23**, 305, 1926.)
- (33) BOUILLENNE, RAY., Anatomical Data on Growth Differentiation. (*Plant Physiology*, 1927.)



Recherches expérimentales
sur les phénomènes de néoformation
chez *Begonia Rex* Putz.,

PAR

Ray. BOUILLENNE et P. PRÉVOT

Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz.,

par RAY, BOUILLENNE et P. PREVOT

(Suite.) (1)

Quatrième expérience.

NÉOFORMATION DANS DIFFÉRENTES ESPÈCES DE *Begonia*.

Il était intéressant de voir si la formation de bourgeons et de racines et leur localisation vers l'extrémité proximale de la feuille détachée de *Begonia Rex* se manifestent de la même manière sur les autres espèces du genre *Begonia*.

Cette recherche a été possible, grâce à la grande richesse des serres de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, non seulement en espèces pures, mais aussi en hybrides (2). Les renseignements de systématique pour chaque *Begonia* ont été pris, soit dans l'*Index Kewensis*, soit dans le *Dictionnaire d'Horticulture* de NICHOLSON ET MOTTET (34 et 35).

Dans une couche, sur de la cendrée, sont placées des feuilles de soixante espèces et variétés de Bégonias. Une portion de pétiole est laissée sur ces feuilles, dont on a incisé les nervures principales de part en part.

Température maximum : 37° C.; minimum : 6° C.; moyenne des maxima : 22° C.; moyenne des minima : 23° C.

Extrait des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences). Séance du 2 juin 1934, n° 6.

(1) Voir, pour le début de cette publication, sous le même titre, *Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* (Cl. des S.), 5^e série, t. XIX, 8-9, 1933. — Voir, en outre, R. BOUILLENNE et P. PRÉVOT, Note préliminaire sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex* Putz. (*C. R. Soc. Biol.*, CXI, p. 639, 1932.)

(2) Nous tenons spécialement à remercier M. Chevalier, chef de culture au Jardin botanique de l'Université de Liège, spécialisé dans l'étude des variétés de Bégonias, pour son amabilité et sa complaisance.

Les résultats et quelques remarques sont indiqués au tableau III.

1° Les racines ou les bourgeons dans les diverses espèces ou variétés étudiées se sont toujours formés vers l'extrémité proximale ⁽¹⁾ de la feuille.

2° 30 espèces ou variétés ont produit des racines et des bourgeons;

20 espèces ou variétés n'ont produit que des racines ;

10 espèces ou variétés n'ont montré aucun phénomène de néoformation.

3° L'extrémité proximale des tronçons de nervures a produit des racines dans 30 cas sur 60, des bourgeons dans 20 cas sur 60.

4° Le pétiole a produit des racines dans 35 cas sur 46 et des bourgeons dans 15 cas sur 45 (14 pétioles sont morts quelques jours après le début de l'expérience).

5° Le point pétioleaire ⁽²⁾ n'a produit de racines dans aucun cas et a formé des bourgeons dans 7 cas sur 46.

6° Le nombre de racines et de bourgeons augmente progressivement, comme dans *Begonia Rex* Putz. (Voir tableau I.)

Cette expérience confirme donc entièrement les résultats que nous avons obtenus chez *B. Rex* Putz. : *formation des racines et des bourgeons vers l'extrémité proximale de la feuille et pas à l'extrémité distale*. Cependant, dans les mêmes conditions d'âge des feuilles et de milieu, les feuilles de certains Bégonias ne manifestent aucun phénomène de néoformation; d'autres ne produisent que des racines; d'autres donnent des racines et des bourgeons. Dans ce dernier cas, le nombre de ces néoformations augmente continuellement.

(1) *Extrémité proximale* d'une feuille = extrémité la plus voisine du point d'insertion sur la tige; *extrémité distale* = celle du sommet de la feuille.

(2) *Point pétioleaire* = extrémité distale du pétiole, à l'endroit où viennent converger les nervures du limbe.

TABLEAU III.

Begonias mis en expérience.	Prox. nerv.		Dist. nerv.		Pét.		Point pét.		Observations.
	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	
<i>B. acerifolia</i> H. B. et K., Nov. Gen. et Sp. VII. 186. — Ecuador.	+	0	0	0	0	0	0	0	Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. x albo-picta</i> , Hort. ex Gartenfl. (1886) 402 = <i>maculata</i> Raddi	0	0	0	0	+	0	0	0	
<i>B. x alleryi</i> (<i>B. metallica</i> L. Smith x <i>B. gigantea</i> Hort. lui-même hybr. de <i>B. Scharffii</i> Hook.).	0	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. x Bosnie</i> Hort. (<i>B. Rex</i> Putz x <i>B. diadema</i> Linden ressemble davantage au père par ses tiges érigées et ses feuilles découpées).	+	+	0	0	++	++	0	0	
<i>B. x Bunchii</i> Hort. (origine inconnue, paraît être un hybr. à feuilles cristées du <i>Bx Erythrophylla</i> , lui-même hybr. de <i>B. manicata</i> A. Brong x <i>B. hydrocotylefolia</i> Link).	+	+	0	0	++	++	0	0	
<i>B. caroliniaefolia</i> Regel, Gartenfl. I. (1852) 259 t. 25. — Mexic.	+	+	0	0	++	++	0	0	
<i>B. x Abel</i> Carrière Hort. (<i>B. Rex</i> Putz x <i>B. Evansiana</i> Andr. Tient davantage du père par son port. Celui-ci est une espèce bulbeuse développant naturellement des bulbilles à l'aisselle des feuilles).	++	++	0	0	++	++	0	0	
<i>B. x Ch. Chevalier</i> Hort. Leod. (<i>B. x Gabrielle Petit</i> x <i>B. dichroa</i> Sprague, Le <i>B. x Gabrielle Petit</i> est un hybride entre <i>B. corallina</i> Hort. x <i>B. undulata</i> Schott).	0	0	0	0	+	0	0	0	Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. x Centenaire</i> Hort. Leod. (<i>B. Hugelii</i> x <i>B. Scharffii</i> Hook)	0	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.

B. convolvulacea A. DC. in Mart Fl. Bras IV, I. 367.
— Bras.

B. × Credneri Hort., Haage et Schmidt, ex Gartenfl. (1890), 568, fig. 90 (*B. Scharfii* Hook × *B. metallica* S. Smith).

B. × Dehahu Hort. Leod. (*B. × Duchartrei* Bruant × *B. Princeps* Hort.).

B. dichotoma Jacq., Coll. III. 250. — Venezuela.

B. diochroa Sprague, in Kew Bull. 1908, 251. — Bras.

B. Dregei Otto et Dietr., Allg. Gartenz IV (1836), 357.
— Bras.

B. × Duchartrei Bruant-Hort., ex Rev. Hortie. (1892) 29, fig. 7 et ex. Kew Bull. (1893) 29. — (*B. echinospal* a. Reg. × *B. Scharfii* Hook).

B. × erytrophylla Neuman, in Rev. Hort., sér. III, 1 (1847), 166. — (*B. manicata* A. Brong × *B. hydrocotylefolia* Link).

B. foliosa H. B. et K., Nov. Gen. et Sp. VII, 183, t. 642, N. Granat.

B. × Otto Forster Hort. (variété de *B. imperialis* Hind).

B. fuchnioides Hook, Bot. Mag., t. 4281. — Mexico.

B. gëgoënsis N. E. Br., in Gard. Chron. (1882), II, 71.
— Sumatra.

B. × Professeur Gravis Hort. Leod. (*B. corallina* Hort. × *B. dichroa* Sprague).

B. heracleifolia Cham. et Schlecht, in Linnaea, V (1830), 603. — Mexic.

TABLEAU III (suite).

Begonias mis en expérience.	Prox. nerv.		Dist. nerv.		Pét		Point pét.		Observations.
	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	
<i>B. imperialis</i> Lem., Illustr. Hort., VII (1860), 53. — Mexico.	+	+	0	0	0	0	0	0	
<i>B. × Joseph Kinus</i> Hort. (doit être une forme du <i>B. plataniifolia</i> Schott).	++	0	0	0	Pétiole mort.				Encore vivant après 140 jours d'expérience. Format. de tubercules.
<i>B. × La Neige</i> Hort. (<i>B. olbia Kerch.</i> × <i>B. Lubbersi</i> E. Morren).	0	0	0	0	++	0	0	+	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. × Jean Lotte</i> Hort. (<i>B. metallica</i> L. Smith × <i>B. Duchartrei</i> Bruant).	0	0	0	0	+	0	0	0	Mort après 110 jours d'expérience.
<i>B. × Lucerne</i> Hort. (<i>B. corallina</i> Hort. × <i>B. sp.</i>).	++	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. luxurians</i> Scheidw., in Otto et Dietr. Allg. Gartenz., XVI (1848), 131. — Bras.	0	0	0	0	++	0	0	0	Mort après 110 jours d'expérience.
<i>B. maculata</i> Raddi, in Mem. Mod., XVIII (1820), 406. — Bras.	++	0	0	0	0	Pétiole mort.			Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. × Marguaritae</i> Hort. (<i>B. echinosepala</i> Regel × <i>B. metallica</i> L. Smith).	0	0	0	0	+	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.

<i>B. metallica</i> L. Smith, in Floral Mag. (1876), t. 197 = <i>incarnata</i> Link et Otto.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Mort après 110 jours d'expérience.
<i>B. multiflora</i> Benth., Pl. Hartw. 185. — N. Granat.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. natalensis</i> Hook, Bot. Mag., t. 4841. — Afr. austr.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. nelumbiifolia</i> Cham. et Schlecht, in Linnea, V (1830), 604. — Mexic.	++	++	0	0	0	0	++	++	0	0	
<i>B. nitida</i> Ait., Hort. Kefl., éd. I, III, 352. — Jamaica.	++	+	0	0	0	0					Pétiole mort.
<i>B. × Camille Parmentier</i> Hort. Leod. (origine dou- teuse. Hybride ayant dans ses ascendants le <i>B.</i> <i>corallina</i> Hort.).	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. (peltata)</i> Hassk. in Hoev. et de Vriese, Tijdschr. X (1843), 133 = <i>Hasskartii</i> .	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	Mort après 140 jours d'expérience.
<i>B. × Perle Lorraine</i> Hort. Lemoine.	+	0	0	0	0	0					Pétiole mort.
<i>B. × Gabrielle Petit</i> Hort. Leod. (<i>B. corallina</i> Hort. × <i>B. undulata</i> Schott).	+	0	0	0	0	0					Pétiole mort.
<i>B. phyllomanica</i> Mart., in Ann. Sc. Nat., sér. III, XIX (1853), 366. — Bras.	++	+	0	0	0	0					Pétiole mort.
<i>B. Scharffiana</i> Regel, in Act. Hort. Petrop, X (1899), 376, et in Gartenfl. (1888), 127, et 661, fig. 146 = <i>Scharffii</i> , Hook f.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.

TABLEAU III (suite).

Begonias mis en expérience.	Prox. nerv.		Dist. nerv.		Pét.		Point pét.		Observations.
	r.	b.	r.	b.	r.	b.	r.	b.	
<i>B. socotrana</i> Hook f., in Gard. Chron. (1881), I, 8, Ins. Socotr.	0	0	0	0	++	0	0	0	Format. de tubercule à l'extrém. du pétiole. Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. triangularis</i> Raddi.	0	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. undulata</i> Schott., in Spreng. Syst., IV, App., 408. — Bras.	+	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. venosa</i> Skan., ex. Hook, f.l.c., t. 7657. — Bras.	tubercules.		0	0		Pétiole mort.			Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. × Vesuvius</i> Hort. Lem. (<i>B. fuchsioïdes</i> Hook × <i>B. semperflorens</i> Link et Otto).	0	0	0	0	++	0	0	++	
<i>B. × viaudi</i> (<i>B. × Duchartrei</i> Bruant (lui-même hyb. de <i>B. echinosépala</i> Regel × <i>B. Scharffiana</i> Regel) × <i>B. × pictavensis</i> Hort. Bruant (lui-même hyb. de <i>B. Scharffiana</i> Regel × <i>B. metallica</i> Hort.).	cals.		0	0	+	0	0	0	Mort après 140 jours d'expérience.
<i>B. (vitifolia)</i> Schott., in Spreng. Syst., IV, Cur. Post. 407. — Bras.	++	++	0	0	++	++	0	0	
<i>B. × (veltoniensis)</i> Hort. Cf. J. B. Weber, in Rev. Hortic. (1875), 105.	0	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. xanthina</i> Hook. Var. Lazuli, Bot. Mag., t. 4683 et t. 5107. — Reg. Himal.	++	++	0	0	++	++	++	++	
<i>B. × Président</i> Carnot Hort. (<i>B. olbia</i> Kerch. × <i>B. × corallina</i> Hort.).	+	0	0	0		Pétiole mort.			Encore vivant après 140 jours d'expérience.

	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	Mort après 80 jours d'expérience.
<i>B. × Prussen</i> Hort. (probablement hybride de <i>B. × corallina</i> Hort. × <i>B. Dregei</i> Otto et Dietr.).											
<i>B. × Princeps</i> Hort. Berol., ex Klotzsch, in Abh. Akad. Berl. (1855), 39. — Bras.	++	+	0	0	0	0	++	+	0	0	
<i>B. × riciniifolia</i> A. Diet., Allg. Gartenz., XV (1847), 282 (<i>B. heractiifolia</i> Cham e Schlecht × <i>B. peponifolia</i> Vis).	++	++	0	0	0	0	++	++	0	0	
<i>B. robusta</i> Zoll, Ex A. D. C. Prod., XV, I, 275 = <i>mutangula</i> .	++	++	0	0	0	0		Pétiole mort.			
<i>B. rubella</i> Buch-Ham., Ex D. Don, Prod. Fl. Nep., 223. — Nepal.	++	++	0	0	0	0	++	++	0	0	
<i>B. rubro-setulosa</i> A. D. C., Prod., XV, I, 390. — Hab.	+	+	0	0	0	0		Pétiole mort.			
<i>B. sanguinea</i> Raddi, in Mem. Mod. XVIII, Fis. (1820), 409. — Bras.	0	0	0	0	0	0	++	0	0	0	Encore vivant après 140 jours d'expérience.
<i>B. scandens</i> Sw., Prod. Veg. Ind. Occ., 86. — Am. austr.	++	++	0	0	0	0	+	0	0	+	

NOTE. — Le signe × indique que le *Bégonia* utilisé est un hybride.

Hort. Leod. désigne les hybrides créés à l'Institut de Botanique de Liège.

LÉGENDE :

r. = racines.

b. = bourgeons.

+ = quelques néoformations.

++ = nombreuses néoformations.

CHAPITRE II.

DIFFÉRENCES ANATOMO-PHYSIOLOGIQUES ENTRE LES DEUX EXTRÉMITÉS D'UN MORCEAU DE FEUILLE

La recherche des facteurs provoquant les néoformations est fortement secondée par la localisation caractéristique des bourgeons et des racines à l'extrémité proximale des fragments de feuilles. Mais, avant d'entreprendre cette recherche, il convient d'approfondir les différences qui existent entre les deux extrémités de feuilles adultes, non seulement au point de vue de leur structure, mais aussi des manifestations de leur métabolisme (degré d'imbibition, oxydations cellulaires, teneurs en sucre, etc.).

1. Différences anatomiques.

Les travaux histologiques ont, depuis longtemps, mis en évidence que les nouveaux bourgeons et les nouvelles racines apparaissant en néoformation proviennent de cellules situées dans des tissus foliaires différents : racines dans le péricycle des nervures, bourgeons dans l'épiderme. Ici, nous avons à rechercher s'il existe des différences entre les cellules péricycliques ou épidermiques aux deux extrémités de feuilles adultes ou de fragments de feuilles adultes chez *B. Rex*.

Des coupes en séries, effectuées de l'extrémité distale à l'extrémité proximale d'un même morceau de feuille, nous ont montré que les différents tissus (épiderme, collenchyme, parenchyme, faisceaux libéro-ligneux) se présentent aux deux extrémités de la même manière et ne révèlent aucune différence histologique particulière; cependant, l'épaisseur du parenchyme et des nervures va en diminuant de l'extrémité proximale à l'extrémité distale, mais la dimension des cellules, leur contenu en protoplasme, chloroplastes, amidon, suc cellulaire, pigments ne varient pas d'une manière appréciable. Il n'y a donc

de différence que dans la quantité des cellules de type correspondant existant aux deux extrémités. Ces résultats ne sont que la confirmation des données classiques d'anatomie des feuilles.

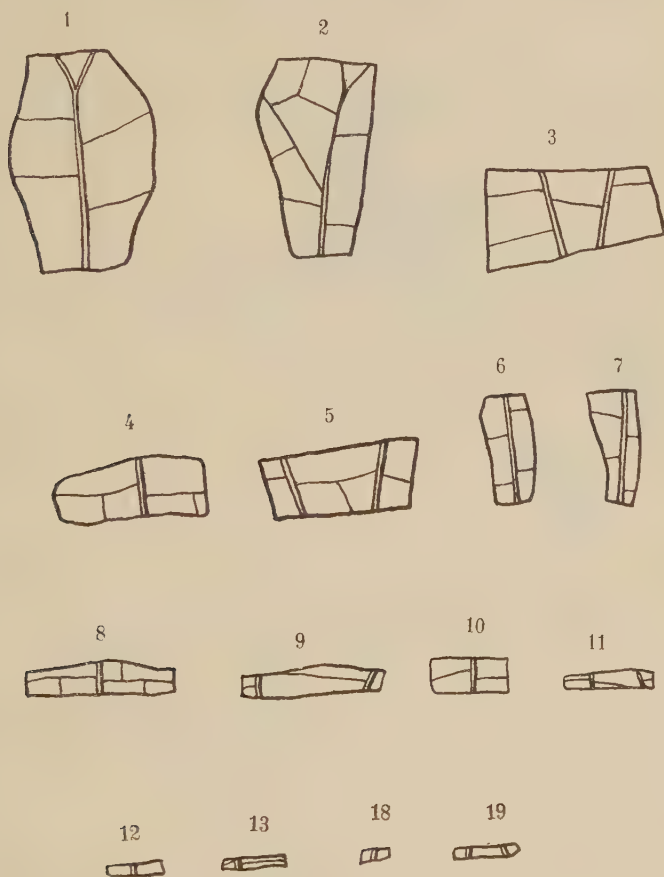


FIG. 1.

A. — Schéma des formes diverses données aux morceaux de feuilles.

Il ne paraît pas possible d'expliquer par des différences anatomiques la localisation des néoformations. En outre, dans des morceaux de feuille, de plus en plus petits, les différences anatomiques entre les deux extrémités devien-

nent imperceptibles, et cependant la localisation persiste (voir Fig. 1).

Comme on le voit en B., fig. 1, la néoformation de la racine est indépendante complètement de celle du bourgeon, non seulement par suite des deux catégories de

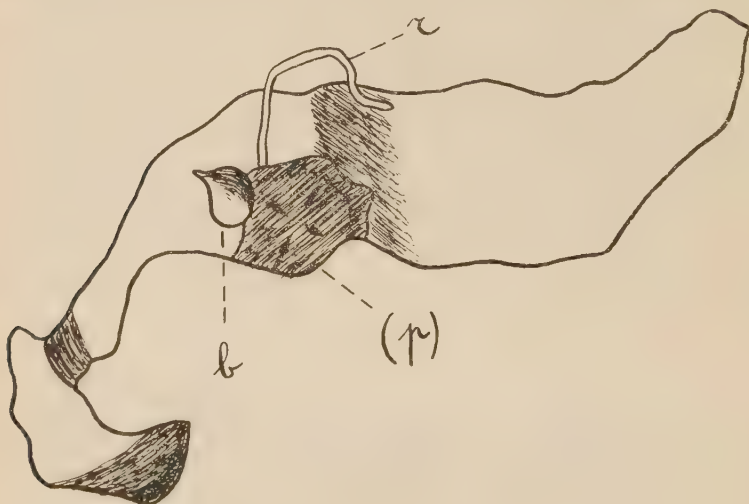


FIG. 1.

B. — Un petit fragment, fortement grossi.

r = racine. b = bourgeon. (p) = extrémité proximale.

tissus dans lesquelles ces deux organes prennent respectivement naissance, mais aussi à cause des endroits différents de leur néoformation, sur la nervure.

2. Différences physiologiques.

A. — *Degré d'imbibition.* — Nous avons mesuré le degré d'imbibition des tissus à l'extrémité proximale et à l'extrémité distale des morceaux de feuille, au cours de la néoformation.

Pour cela, nous avons effectué des mesures de poids sec sur des languettes de tissu foliaire, prises, soit à l'extrémité proximale, soit à l'extrémité distale. Ces languettes ont été spéciale-

ment mesurées de telle sorte qu'elles puissent être comparables aussi parfaitement que possible. Elles ont été placées sur cendrée au même moment (23-3-1931). L'expérience a duré jusqu'au début de la néoformation (7-4-1931). De jour en jour, des languettes proximales et distales sont prises et leur teneur en eau établie.

La différence d'imbibition, à peine appréciable au début, se marque de plus en plus, entre les fragments des deux extrémités. L'extrémité distale paraît perdre de l'eau.

TABLEAU IV.

Eau d'imbibition des tissus aux extrémités proximale et distale des morceaux de feuilles en voie de néoformation.

Dates.	Heures.	Morceaux de feuilles.	% eau par rapport au poids frais.		Observations.
			Côté proximal.	Côté distal.	
24-3-1931	7 h.	I-2	90	89	Apparition progressive des nouvelles racines et des nouveaux bourgeons. ↑ ↓
	16 h. 30	III-2	92	95	
25-3-1931	7 h. 30	IV-2	94	91	
	17 h. 30	VI-2	92	89	
26-3-1931	7 h.	VIII-2	93	91	
	16 h. 30	X-2	92	88	
27-3-1931	7 h. 30	XIV-3	91	90	
28-3-1931	7 h. 45	VI-3	93	86	
31-3-1931	18 h. 45	X-3	93	90	
1-4-1931	7 h.	V-2	85	85	
2-4-1931	7 h. 15	XII-2	86	69	
7-4-1931	9 h. 30	XVI-2	90	77	

B. — *Métabolisme respiratoire.* — Nous avons essayé de différencier le métabolisme respiratoire aux deux extrémités de morceaux de feuilles.

Les dosages des gaz de la respiration rencontrent, dans les cas qui nous intéressent, de grands obstacles techniques. Ceux-ci

résultent principalement de la difficulté d'isoler, dans une chambre hermétique, sans blesser les tissus, une portion de chaque extrémité ou fragment de feuille. Nous avons réussi cependant à construire, pour chaque extrémité de tissu, une petite chambre hermétique en verre, munie d'un robinet, adaptée à la surface de la feuille au moyen de feutre et scellée au plâtre.

Les mesures volumétriques des gaz de la respiration ont été effectuées au moyen de l'appareil de Laulanié-Plantefol. Les plantes étaient mises en respiration dans un thermostat à eau, réglable au $\frac{1}{100}$ de degré C., à la température de 20° C.

Les premiers résultats obtenus ne nous ont pas montré, jusqu'à présent, de différence appréciable dans l'intensité respiratoire des extrémités proximale et distale. Il faudra recommencer ces expériences avec un appareil de micro-dosage des gaz.

Mais nous avons obtenu, d'une façon générale, des quotients respiratoires extrêmement bas : 0.57, 0.48, 0.42, 0.26.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux signalés par :

1° Bouillenne-Walrand (1926, 36), qui ont travaillé les oxydations cellulaires sur *Brassica Napus* et qui, dans certaines conditions expérimentales de dessiccation, ont trouvé un quotient respiratoire de 0.23.

2° Kakesita K. (1930, 37), qui a mesuré les intensités respiratoires de feuilles de *Bryophyllum calycinum* en régénération et qui a trouvé également un quotient respiratoire de 0.3.

Ayant en outre analysé le contenu en alcool éthylique et en acide acétique de feuilles de *Bryophyllum*, isolées de la plante, et ayant trouvé que ce contenu augmente fortement, puis diminue, l'auteur conclut que ces feuilles présentent les caractères d'une respiration anaérobie. D'après les recherches, devenues classiques, de Warburg et de ses collaborateurs (1928, 38), on sait que la fermentation transforme les carbohydrates en alcool éthylique,

aldéhyde acétique, etc. La respiration resynthétise en carbohydrates les produits hydrolysés par la fermentation et aussi, d'autre part, brûle une certaine quantité de sucre, produisant de l'énergie.

Dans le cas de *Begonia Rex*, la respiration des fragments de feuille en régénération est anormale et présente peut-être les caractéristiques d'une respiration anaérobique. Nous nous trouvons en présence du même phénomène aux deux extrémités.

C. — *Dosage des sucres solubles totaux.* — La teneur en sucres solubles des feuilles de *Begonia Rex Putz.* est environ 1 gr. pour 1.000 de matière fraîche. Nous avons essayé de voir si dans les fragments de feuilles en néoformation il y avait une différence sensible dans les teneurs en sucres solubles aux deux extrémités distale et proximale. Il a été tenu compte des heures de la journée auxquelles ces dosages ont été effectués, ceci afin de rendre les résultats comparables.

Les résultats ⁽¹⁾ (voir tableau V) montrent que, d'une façon générale, il y a plus de sucres solubles, par rapport au poids frais, aux extrémités distales qu'aux extrémités proximales des morceaux de feuilles en expérience. Mais, si l'on établit le % de sucre par rapport à 100 gr. de matière sèche, on constate que *dans un même morceau de feuille*, matière sèche et sucre varient parallèlement.

En d'autres termes, à une extrémité quelconque des fragments de feuille, les teneurs en sucres sont proportionnelles aux quantités de matières sèches et, par voie de conséquence, sont inverses de la teneur en eau.

Il y a donc plus de sucres aux extrémités distales qu'aux extrémités proximales et parallèlement une imbibition légèrement plus forte à ces dernières extrémités.

Cependant, les quantités plus fortes de matière sèche

(1) Pour les détails de technique, voir R. et M. BOUILLENNE, Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis* (L.). (1933, 39.)

TABLEAU V.
Dosages des sucres solubles totaux aux deux extrémités.

DATES.	Morceaux feuille.	Côté proximal.				Côté distal.			
		% eau.	% mat. sèche.	% sucres solubles calculés par rapport au poids frais.	Rapport sucres mat. $\times 100$ sèche.	% eau.	% mat. sèche.	% sucres solubles calculés par rapport au poids frais.	Rapport sucres mat. $\times 100$ sèche.
24-3-1931 7 h. 16 h. 30	I-2-1	90	40	0.13	4.3	89	41	0.16	1.4
	III-2-1	92	8	—	—	95	5	—	—
25-3-1931 7 h. 30 17 h. 30	IV-1-2	94	6	0.09	4.5	91	9	0.13	1.4
	VI-2-1	92	8	0.06	0.75	89	41	0.09	0.8
26-3-1931 7 h. 16 h. 30	VIII-2-1	93	7	0.07	1	91	9	0.09	1
	X-2-1	92	8	0.07	0.86	88	42	0.09	0.75
27-3-1931 7 h. 30	XIV-3-1	91	9	0.07	0.77	90	40	0.08	0.8
	Moyennes.	92	8	0.081	1.03	90.4	9.6	0.106	1.02

et de sucres aux extrémités distales sont en contradiction évidente avec le fait souvent signalé par divers auteurs, que la teneur en sucre des extrémités proximales est plus considérable que celle des extrémités distales.

Nos résultats indiquent, soit une consommation métabolique plus intense à l'extrémité en voie de recloisonnement, soit une prise d'eau supplémentaire en corrélation avec l'activité mitotique des cellules.

D. — *Polarité.* — Bouillenne et Went ont démontré de façon très nette, respectivement sur *Impatiens Balsamina* et sur *Acalypha* div. sp., que les deux extrémités des fragments d'hypocotyles et de tiges ont une polarité stricte vis-à-vis des facteurs de néoformation radiculaire; ceux-ci s'accumulent par circulation basipète et agissent d'abord aux extrémités basales organiques des fragments étudiés.

Les résultats suivants viennent singulièrement confirmer l'affirmation de ces auteurs quant à la différence de situation des extrémités proximale et distale de fragments vis-à-vis des phénomènes de translocation (1933, 41).

Dans une première expérience, nous comparons la faculté de néoformation de morceaux de feuilles provenant de plantes soumises à l'obscurité pendant des périodes plus ou moins longues, afin d'étudier le sort des substances nouvellement photosynthétisées dans diverses portions de feuilles.

Des plantes entières de *Begonia Rex* sont placées respectivement, les unes (A) à la lumière pendant 21 jours : plante témoin; les autres (B) à l'obscurité pendant 21 jours; les autres (C) à l'obscurité pendant 38 jours.

Le séjour à l'obscurité a pour but d'appauvrir les feuilles des séries B et C de leurs réserves nutritives. Les substances photosynthétisées jusqu'au moment de l'expérience finissent par être consommées pour une part et avoir émigré pour le reste vers les tiges et les racines de la plante. Il y a tout lieu de croire

qu'au bout de 38 jours, les feuilles des plantes de la série C sont complètement inanitiées.

Les feuilles adultes des plantes (A), (B), (C) sont alors découpées en fragments très approximativement semblables qui contiennent chacun un morceau de nervure principale.

Ceux-ci sont déposés sur la cendrée et arrosés tous les jours. Température maximum : 34° C.; température minimum : 13° C.; moyenne des maxima : 25° C.; moyenne des minima : 15,5° C.

Ils sont placés dans les situations suivantes :

N° 1, entièrement à la lumière;

N° 2, entièrement à l'obscurité;

N° 3, l'extrémité proximale à la lumière, l'extrémité distale à l'obscurité;

N° 4, l'extrémité proximale à l'obscurité, l'extrémité distale à la lumière.

Les divers résultats sont exprimés dans le tableau VI.

1° Au point de vue de la vitalité des fragments, une constatation s'impose pour la série (B), confirmée d'ailleurs pour la série (C).

Après 13 jours d'expérience dans B et C les fragments sont :

N° 1 bien vivant dans (B); l'extrémité distale inanitiée est mourante dans (C) ;

N° 2 mort dans toute son étendue dans (B) et (C) ;

N° 3 extrémité distale morte jusqu'à la zone de séparation obscurité-lumière dans (B) et (C) ;

N° 4 entièrement vivant dans (B); mourant aux deux extrémités dans C.

On peut conclure du n° 3 de (A), (B), (C) que les substances nouvelles, photosynthétisées à l'extrémité proximale mise à la lumière, n'ont pas été conduites de celle-ci vers l'extrémité distale, tandis que dans le n° 4 (A), (B), (C), les substances photosynthétisées à l'extrémité distale mise à la lumière ont été transportées vers l'extrémité proximale qui est restée en vie, bien que se trouvant à l'obscurité. Dans le n° 4 de (C), l'extrémité distale n'a pas pu reprendre les activités normales, à cause d'un trop long

séjour à l'obscurité; il en résulte que l'extrémité proximale est mourante.

Cette expérience démontre donc qu'il y a circulation de substances libériennes photosynthétiques de l'extrémité distale à l'extrémité proximale du morceau de feuille, mais non en sens inverse.

Cette conclusion étonne, puisqu'on sait que, tout au moins dans les tiges, la translocation des substances nouvellement photosynthétisées se fait d'ordinaire dans toutes les directions par les cellules grillagées du phloème.

Néanmoins, elle nous fut confirmée, pour les fragments de feuilles, un assez grand nombre de fois.

Il faudra confronter ce résultat avec ceux du chapitre III, par lesquels nous établissons que la formation des racines est déclenchée grâce à un facteur spécial, une substance formatrice de racines : la *rhizocaline*, dont le rôle est indépendant de celui des carbohydrates nutritifs et dont la circulation est nettement polaire. A la suite de ces constatations, nous pouvons interpréter l'anomalie apparente de notre conclusion précédente. Les extrémités des fragments de feuilles qui ne forment pas de racines ne sont pas susceptibles de vivre longtemps et meurent, car ils n'ont pas d'autre moyen que les racines pour entrer en contact avec le sol.

2° Au point de vue des phénomènes de néoformation des tiges et des racines, ces deux catégories d'organes apparaissent exclusivement à l'extrémité proximale des morceaux de feuilles.

Celle-ci se trouve probablement dans des conditions physiologiques (apport de substances libériennes) plus favorables que l'extrémité distale.

Cependant, bourgeons et racines réagissent de manière indépendante et différemment.

Dans (A) (feuilles de plante non inanitiée), où le n° 2 a été empêché de constituer de nouvelles substances photo-

TABLEAU
Translation basip

<u>Fragments</u> → venant ↓ placés	A de feuilles de plantes témoins sur 16 fragments	
	après 13 jours	
N° 1, entièrement lumière.	bien vivant	(r.+b.) p. (15 jours)
N° 2, entièrement obscurité.	encore bien vivant mais début de nécrose dans extrémité (d.)	(b.) p. (27 jours)
N° 3, extr. proximale lumière.	extrémité (p.) bien vivante extrémité (d.) morte jusqu'à la limite obscurité	(?) p.
N° 4, extr. proximale obscurité.	bien vivant	(r.+b.) p. (30 jours)

LÉGENDE :

r. - présence de racines.

b. - présence de bourgeons.

synthétiques, la production de méristèmes de tiges n'a pas été diminuée, mais leur développement en a été retardé (on ne voit les bourgeons à l'œil nu qu'après environ 27 jours au lieu de 15). La néoformation des racines est fortement diminuée. La présence de nombreux grains d'amidon indique qu'il n'y a pas déficience nutritive et que par conséquent la formation des racines pourrait ne

ng des nervures.

B		C	
de feuilles plantes mises 21 jours à l'obscurité sur 8 fragments		de feuilles de plantes mises 38 jours à l'obscurité sur 4 fragments	
après 13 jours		après 13 jours	
plante vivante	(r.+b.) p. (24 jours)	extr. (p.) vivante extr. (d.) morte	(r.+b.) p. (27 jours)
morte dans toute son étendue	—	morte dans toute son étendue	—
extr. (p.) vivante extr. (d.) morte jusqu'à la limite de l'obscurité	(r.+b.) p. (24 jours)	extr. (p.) vivante extr. (d.) morte jusqu'à la limite de l'obscurité	O (21 jours) mourante
plante vivante partout	(r.+b.) p. (24 jours)	mourant partout	—

= extrémité distale.

= les néoformations se trouvent à l'extrémité proximale.

= on ne peut préciser s'il s'agit de racines ou de bourgeons.

pas être uniquement en rapport avec l'accumulation des
carbohydrates. [Bouillenne et Beltcheva (1932, 40) et
Bouillenne et Went (1933, 41).]

Il y a donc lieu, dans cette expérience, de distinguer
deux faits :

1) la circulation basipète des substances plasmiques
nouvellement photosynthétisées, entraînant la mort des

extrémités distales non directement exposées à la lumière et laissant vivre les extrémités proximales mises à l'obscurité, si les extrémités distales sont éclairées;

2) les néoformations des racines et des bourgeons continuant à se produire aux extrémités proximales des fragments inanitiés (B), aussi bien lorsque ces extrémités sont à la lumière que lorsqu'elles sont à l'obscurité, à la condition, dans ce dernier cas, que les extrémités distales soient éclairées; les néoformations paraissent donc étroitement liées à cette circulation.

Cependant, dans ce second fait, il faut signaler le cas important, selon nous, où un fragment de feuille, non inanitié au préalable, mais placé complètement à l'obscurité, forme des bourgeons normalement et très peu ou pas de racines [(A), n° 2].

Cette particularité, différenciant les conditions nécessaires à l'apparition des bourgeons ou des racines, s'est reproduite plusieurs fois; elle mérite d'être étudiée plus à fond, afin que l'on sache si elle est liée, soit à un processus spécial de translocation, soit à l'influence de la lumière.

Nous étudierons ici l'influence de la translocation; celle de la lumière sera traitée au chapitre III.

Dans une seconde expérience, étudions la translocation dans les nervures secondaires horizontales.

Qu'arriverait-il si nous parvenions à maintenir en vie des fragments de feuilles dans lesquels ce courant basipète ne se produirait pas; en d'autres termes, si nous supprimions le facteur de la polarité circulatoire?

Les feuilles de *Begonia Rex* possèdent, outre les nervures principales qui partent du point pétiole, des nervures secondaires qui réunissent les nervures principales en les raccordant perpendiculairement. Dans ces nervures, on ne peut distinguer d'extrémité proximale, ni distale et la conduction des substances libériennes, ne suivant pas la direction basipète de la feuille à la tige, y est probablement très ralentie.

Dans une feuille ayant jusqu'à présent été normalement exposée à la lumière, nous avons découpé quatre morceaux ne contenant que des nervures secondaires (fig. 2) et nous les avons placés à la lumière sur de la cendrée, dans une couche couverte de plaques en verre. Température maximum : 28° C.; température minimum : 5° C.; moyenne des maxima : 22,5° C.; moyenne des minima : 12° C.

Il est nécessaire d'attirer l'attention sur la disposition des ner-



FIG 2.

Les parties hachurées, ne contenant que des nervures secondaires, sont enlevées.

vures dans les différents morceaux de feuilles (Fig. 3 et 4). Le n° 2 présente des nervures qui sont sensiblement de même diamètre aux deux extrémités. Les n°s 1, 3 et 4 ont une extrémité à large diamètre et une extrémité à diamètre plus petit.

19 jours après le début de l'expérience, des bourgeons et des racines se sont formés aux deux extrémités des nervures du n° 2 ; les nervures des n°s 1 et 3 ne portent des bourgeons et des racines qu'à leur extrémité à large diamètre (Fig. 3); le n° 4 ne montre encore aucune néoformation.

28 jours après le début de l'expérience, le n° 2 possède des bourgeons et des racines mieux développés. Il faut signaler la grande vigueur des racines au point A qui se trouve à la réunion de 2 nervures (Fig. 4). Les n°s 1, 3 et 4 ont produit des bourgeons et des racines aux 2 extrémités des nervures, mais les néoformations situées sur les extrémités à large diamètre sont plus vigoureuses.

En résumé, dans les morceaux de feuilles ne contenant que des nervures secondaires, où la circulation des substances plasmiques n'a pas de polarité stricte, il se forme des racines et des bourgeons aux deux extrémités de ces nervures secondaires.

Cette expérience montre le rôle capital joué par les substances libériennes.

(A suivre.)

Institut de Botanique de l'Université de Liège.

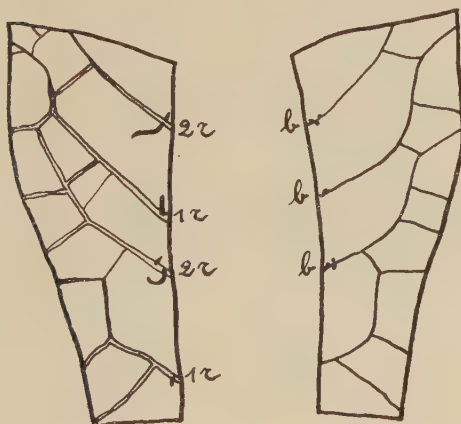
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (suite).

- (34) *Index Kewensis Plantarum Phanerogamarum*, Oxonii.
- (35) NICHOLSON et MOTTET, *Dictionnaire pratique d'Horticulture*. Paris, 1899.
- (36) R. et M. BOUILLENNE-WALRAND, Contribution à l'étude de la respiration en fonction de l'hydratation. (*Ann. de Phys. et de Phys.-Chim. biol.*, **4**, p. 426, 1926.)
- (37) KAKESITA, K., Experimental Studies on Regeneration in *Bryophyllum calycinum*. (*Jap. Journ. of Bot.*, **5**, 2, pp. 219-252, 1930.)
- (38) O. WARBURG, *Métabolisme cellulaire et Métabolisme des Tumeurs*. Alcan, 108, boul. Saint-Germain, Paris, 1928.
- (39) R. et M. BOUILLENNE-WALRAND, Les sucres solubles dans *Mercurialis perennis*. (*Bul. Ac. roy., Cl. des Sciences*, p. 849, 1933.)
- (40) R. BOUILLENNE et H. BELTCHEVA, Concentration des sucres totaux dans les boutures de *Salix* sp. et de *Cacalia articulata*. (*C. R. Soc. belg. Biol.*, **109**, p. 575, 1932.)
- (41) R. BOUILLENNE et F. WENT, Recherches expérimentales sur la néoformation des racines. (*Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg*, **43**, 1933.)

N° 1.

Face externe.

Face interne.



N° 2.

N° 3.

Face interne.

Face externe.

Face externe.

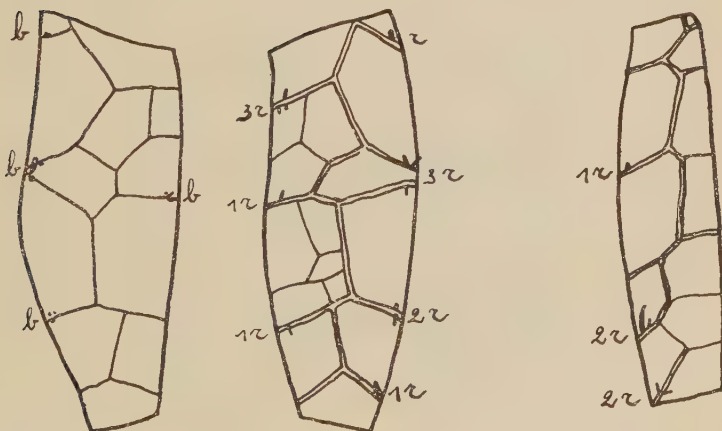


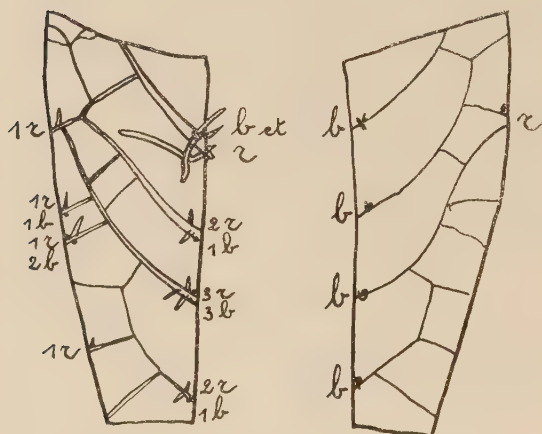
FIG. 3.

Dix-neuf jours après le début de l'expérience.

N° 1.

Face externe.

Face interne.



N° 2.

Face externe.

Face interne.

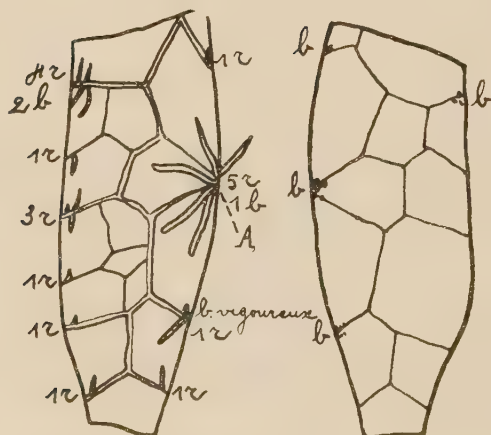
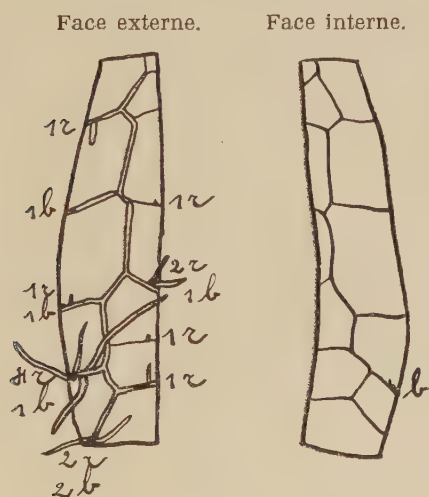


FIG. 4.

Vingt-huit jours après le début de la même expérience.

N° 3.



N° 4.

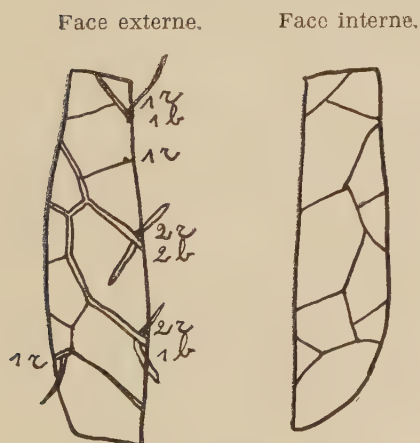


FIG. 4. — Vingt-huit jours après le début de la même expérience.

**Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation
chez *Begonia Rex* Putz.,**

par RAY. BOUILLENNE et P. PRÉVOT

(Suite.) ⁽¹⁾

CHAPITRE III.

FACTEURS DÉTERMINANT LA NÉOFORMATION DES RACINES

D'après les observations faites précédemment, il nous a paru convenable de traiter séparément des facteurs de néoformation pour les racines et pour les bourgeons. Si ces organes se localisent tous deux aux extrémités proximales de feuilles ou fragments de feuilles, ils n'en apparaissent pas moins indépendamment les uns des autres sur les nervures, à des endroits différents, et à partir de tissus différents : épiderme ou péricycle des nervures. Ils paraissent, de plus, relever de facteurs indépendants. (Voir le début de ces recherches, R. BOUILLENNE et P. PRÉVOT, 1932-1934, 42).

Nous allons examiner certains facteurs qui sont susceptibles de provoquer des néoformations et nous préciserons spécialement dans ce chapitre ceux qui sont responsables de l'apparition des racines.

1. Influence de la pesanteur.

La localisation des néoformations chez *Begonia Rex* pourrait, à première vue, apparaître comme cadrant avec les résultats de Loeb sur *Bryophyllum calycinum*, à l'occa-

⁽¹⁾ Voir, pour le début de cette publication, sous le même titre, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique* (Cl. des Sc.), 5^e série, t. XIX, 8-9, 1933 et t. XX, 6, 1934.

sion desquels cet auteur a établi la loi « d'Action des Masses » ⁽¹⁾ (1926, 5).

Or, les bourgeons et les racines ne se forment qu'à l'extrémité proximale, même quand celle-ci est tournée vers le haut.

La loi des masses ne peut donc s'appliquer ici. La pesanteur n'a aucune influence sur la localisation des néoformations et non plus sur la différenciation de tissus de l'extrémité proximale en racines et bourgeons.

2. Influence de la blessure.

D'après la théorie hormonale de Haberlandt (1913-1914-1922, 43, 44, 45), les cellules blessées produiraient des substances spéciales qui induiraient les cellules voisines à se multiplier. Les conduits libériens renfermeraient également des substances excitatrices de la division cellulaire (Reizstoffen). Les tissus ne contenant pas de conduits libériens ne peuvent former de phellogène. Haberlandt base son hypothèse sur les nombreuses expériences de cicatrisation où les parois des cellules en multiplication s'orientent parallèlement à la surface lésée, comme si une substance diffusait de cet endroit et incitait les cellules à se diviser.

J. Massart (1898-1908, 46, 47) a consacré une importante monographie aux phénomènes de cicatrisation dans tout le règne végétal, en se limitant au point de vue descriptif. Il donne une figure qui confirme de façon saisissante la théorie de Haberlandt.

Nous devons nous demander si le fait de morceler les feuilles de *Begonia Rex* ne provoque pas dans les tissus

(1) « Des masses égales de feuilles opposées de *Bryophyllum calycinum* produisent, dans des temps égaux et dans les mêmes conditions de température, d'humidité, d'éclairage et d'aération, des masses à peu près égales de racines et de bourgeons, quel que soit d'ailleurs le nombre de ces organes qui prennent naissance. »

certaines réactions qui déclancheraient les néoformations à l'une des extrémités des fragments.

Les réactions contre blessures ont été étudiées depuis longtemps. On sait que les tissus blessés se cicatrisent par formation d'un phellogène. L'activité respiratoire est augmentée ⁽¹⁾. Le courant protoplasmique, les mitoses

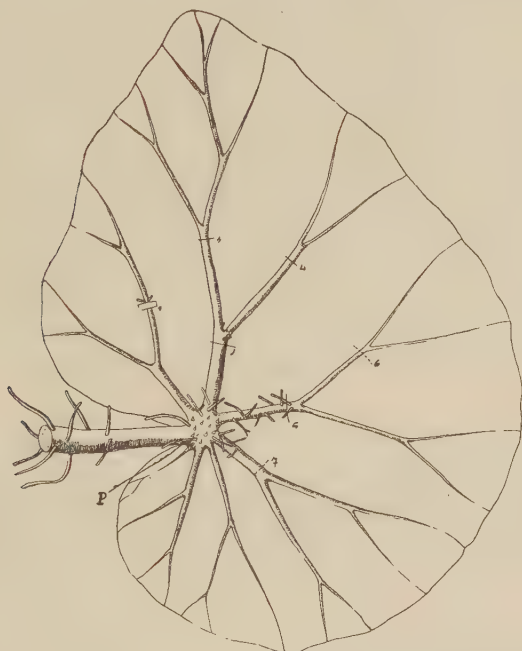


FIG. 5. — Influence de la blessure sur la production des néoformations. (Réduction de 1/6^e.) Feuille vue par la face externe.

—— = blessure superficielle à la face externe.

----- = blessure superficielle à la face interne.

cellulaires sont plus intenses. P. Kretzschmar (1904, 49) montre, chez *Vallisneria spiralis*, *Elodea canadensis* et *Hydrocharis Morsus Ranae*, que l'accélération du courant protoplasmique s'établissant dans les cellules à la suite

(1) JOHNSTONE, G. R. (1924, 48) donne un historique des recherches qui ont été consacrées aux effets de la blessure sur la respiration.

d'une blessure se manifeste avec plus de netteté au voisinage des faisceaux libéro-ligneux. L'excitation produite par la blessure peut se transmettre à d'autres parties de la plante lorsqu'on blesse un faisceau libéro-ligneux. Si la coupure ou la piqure n'intéresse que les tissus superficiels (épiderme, parenchyme), l'excitation reste locale. Elle se propage plus fortement du côté basal que du côté distal.

Bien que l'hypothèse d'Haberlandt se limite à la production de tissus cicatriciels, certains auteurs admettent que ces substances hypothétiques peuvent provoquer l'apparition de bourgeons et de racines.

Nous tenons à mettre au point cette manière de voir et nous avons organisé dans ce but l'expérience suivante, dans laquelle nous étudions les effets 1° d'une blessure superficielle n'interrompant pas la circulation dans les faisceaux libéro-ligneux et 2° ceux d'une blessure profonde n'interrompant pas non plus cette circulation.

Influence d'une blessure superficielle.

Sur une feuille entière séparée de la plante, on blesse légèrement les nervures en 6 endroits (fig. 5), en ayant soin de ne pas couper les faisceaux libéro-ligneux (on gratte simplement la surface avec un scalpel). A un endroit n° 1, on sectionne la nervure en enlevant un petit morceau. La feuille est mise sur de la cendrée dans une couche couverte de plaques en verre, et arrosée journellement.

Température maximum : 28° C.; température minimum : 5° C.; moyenne des maxima : 22,5° C.; moyenne des minima : 12° C.

14 jours après le début de l'expérience l'extrémité du pétiole produit des racines.

18 jours après le début de l'expérience, les racines du pétiole sont bien développées. Sur le limbe, aucune racine n'apparaît au voisinage des blessures, sauf au point n° 1, où 2 petites racines se sont formées sur la face externe.

28 jours après le début de l'expérience, outre les forma-

tions décrites plus haut, on trouve des racines au point P face externe. Des racines apparaissent à partir du point pétioleaire jusqu'au voisinage de la blessure 5. Il y a aussi 2 petites racines près de la blessure 2.

En somme,

1. au voisinage des blessures superficielles, il ne s'est pas formé de racines, sauf à la blessure n° 2, point de réunion de 2 nervures principales;

2. à l'endroit n° 1, la nervure a été interrompue : 2 racines se sont développées au côté proximal du tronçon de nervure A;

3. il y a formation abondante de racines au point de réunion de toutes les nervures principales, endroit qui n'a pas été blessé.

Influence d'une blessure profonde.

Dans trois morceaux de feuille, on sectionne *longitudinalement* en deux, sur la face externe, la nervure principale (fig. 6); on met ces morceaux découpés et des morceaux intacts (témoins) sur de la cendrée et on les arrose une fois par jour.

Température maximum : 34° C.; température minimum : 6° C.; moyenne des maxima : 23° C.; moyenne des minima : 13° C.

17 jours après le début de l'expérience, aucune racine n'est apparue, sauf sur le morceau témoin, qui en possède 4 à l'extrémité proximale.

21 jours après la mise en expérience, le n° 1, possède 3 racines à l'extrémité proximale côté A; le n° 3 possède 3 racines à l'extrémité proximale côté A et 1 racine à l'extrémité proximale côté B.

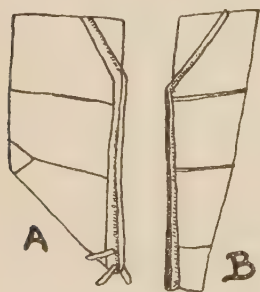
En résumé :

1. Une blessure profonde qui n'interrompt pas le courant libérien ne provoque pas de phénomène de néoformation sur les bords des tissus. La néoformation se pro-

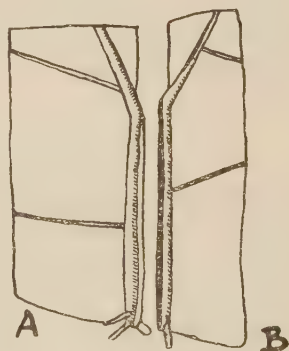
duit seulement et comme toujours à l'extrémité proximale des morceaux de feuille en expérience.

2. La formation des racines est retardée (temps normal de néoformation : 15 jours; temps observé dans l'expérience : 21 jours).

L'expérience précédente nous montre donc qu'une blessure superficielle ou profonde ne détermine pas l'apparition de néoformations au voisinage de cette blessure. *Seule l'interruption complète du courant libérien peut produire des néoformations à l'endroit d'accumulation forcée des substances conduites par le liber, ainsi que l'ont prouvé nos expériences antérieures.*



N° 1.



N° 3.

FIG. 6. — Vingt et un jours après le début de l'expérience.

Les observations sur la polarité nous ont déjà indiqué que les néoformations sont localisées sur les nervures au point d'arrêt des substances photosynthétisées, amenées par un courant libérien basipète, et que, dans les cas de nervures secondaires horizontales, où il n'y a pas de courant basipète, les néoformations se trouvent aux deux bouts coupés des nervures.

Nous pouvons donc affirmer que les phénomènes de néoformation ne sont pas provoqués par l'excitation spéciale due à une blessure et qu'ils dépendent directement du contenu libérien des nervures.

3. Influence de l'eau.

Dans les mesures du degré d'imbibition des tissus aux deux extrémités des fragments de feuilles, nous avons vu que les extrémités proximales, où apparaissent les néoformations, contiennent plus d'eau que les extrémités distales. Celles-ci, dont le parenchyme est plus mince, semblent perdre de l'eau au cours des phénomènes de néoformation qui se produisent à l'autre extrémité.

Nous pouvons empêcher l'extrémité distale de se dessécher, en procédant comme suit :

On découpe dans 10 feuilles 30 morceaux à peu près rectangulaires. On les suspend dans des flacons contenant environ 25 cc. de liquide [eau des conduites de la ville, liquide de Sachs, eau distillée ⁽¹⁾], de telle manière que, soit l'extrémité proximale, soit l'extrémité distale du morceau de feuille plonge dans ce liquide. De plus, on s'arrange pour que deux morceaux de feuille provenant d'endroits analogues de la même feuille touchent le liquide, l'un par son extrémité proximale, l'autre par son extrémité distale. Une cloche en verre recouvre l'ensemble des flacons. On renouvelle les liquides tous les jours, pour empêcher un développement trop considérable d'algues et de moisissures.

Température maximum : 33° C.; température minimum : 7° C.; moyenne des maxima : 28° C.; moyenne des minima : 15° C.

Dans chaque série, les divers fragments, quelle que soit la feuille dont ils proviennent, se sont comportés pareillement. Ils nous permettent de faire des moyennes.

Dans le tableau VII, la néoformation de bourgeons est indiquée par *b* et celle des racines par *r*. Un indice [*r*(17), *b*(18)] représente le nombre de jours qui séparent le début de l'expérience du moment de l'apparition des bourgeons et des racines; enfin, le chiffre placé devant la lettre indique le nombre de fragments ayant manifesté des néoformations : 4*r*(17) signifie que 4 fragments ont manifesté, après 17 jours, la présence de racines.

(1) Cette eau a été distillée dans des appareils entièrement en verre.

Chaque série comportant 10 fragments, 5 eurent l'extrémité proximale dans le liquide, 5 l'extrémité distale.

TABLEAU VII.

SÉRIES.	Numéro des fragments de feuilles.	Extrémité proximale dans le liquide.	Extrémité distale dans l'air.	Extrémité proximale dans l'air.	Extrémité distale dans le liquide.
1. Eau non distillée.	1 2 3 4 tirés de 5 4 feuilles 6 différentes. 7 8 9 10	5r.(14), 5b.(18)	0	4r.(16), 2b.(18) n° 2 extrémité nécrosée.	4b.(26) n°10 extrémité n'ayant pas montré de néoformation.
2. Liquide de Sachs.	11 12 13 14 tirés de 15 5 feuilles 16 différentes. 17 18 19 20	5r.(16), 5b.(18)	0	4r.(19), (22)3b. n° 12 mort dans toute son étendue.	2r.(30), 3b.(18) n°20 extrémité n'ayant pas montré de néoformation.
3. Eau distillée.	21 22 23 24 tirés de 25 5 feuilles 26 différentes. 27 28 29 30	5r.(14), 5b.(18)	0	4r.(19), 4b.(22) n° 26 extrémité nécrosée.	2b.(19) n°22 et 30 2 extrémités n'ayant pas montré de néoformation.

Il est tout d'abord important de remarquer que les fragments dont le côté distal plonge dans les liquides ne se sont pas cicatrisés à cette extrémité, tandis qu'il y eut d'ordinaire cicatrisation de la blessure aux extrémités proximales plongées dans les solutions.

Fragments de feuilles mis dans la position normale, extrémité proximale vers le bas et plongeant dans le liquide :

1. Ils ont tous supporté l'expérience sans aucun dommage;

2. Les extrémités proximales ont toutes manifesté, au contact du liquide, des néoformations de racines et de bourgeons;

3. La nature du liquide n'a pas influencé la vitesse d'apparition des organes nouveaux;

4. Les tissus de l'extrémité distale, dans l'air, n'ont produit aucune néoformation.

Fragments de feuilles, mis en position renversée, extrémité distale vers le bas, plongeant dans le liquide :

1. Ils ont souffert de moisissures, à raison de 3 sur 15; ce fait est à mettre en rapport avec la non-cicatrisation des tissus des extrémités distales et à l'exosmose de sucres et autres substances;

2. Les extrémités proximales, dans l'air, ont toutes donné des racines, sauf celles qui ont été nécrosées; mais elles n'ont pas toutes manifesté de bourgeons. Les racines meurent si elles n'arrivent pas à plonger rapidement dans le liquide;

3. La nature du liquide ne semble pas jouer de rôle sur le résultat fourni par l'extrémité proximale dans l'air;

4. Les tissus de l'extrémité distale dans le liquide se sont comportés autrement que lorsqu'ils sont placés dans l'air : 10 fragments sur 14 ont produit des bourgeons à cette extrémité; 2 fragments sur 14 ont produit des racines et uniquement dans le liquide de Sachs.

En résumé, au contact de divers liquides aqueux, l'extrémité distale d'un fragment de feuille, qui, dans l'air, reste inaltérée, devient capable de néoformations au même titre que l'extrémité proximale, mais en quantité moindre; de plus, ce sont surtout des bourgeons qui apparaissent. En

ce qui concerne les racines, l'extrémité distale n'en produit que dans deux cas et uniquement dans le liquide de Sachs.

L'eau est donc un élément important du problème. Elle joue un rôle primordial dans le phénomène de localisation des néoformations chez *Begonia Rex*, en agissant comme facteur limitant : l'extrémité distale des fragments de feuilles, qui, dans l'air et dans les conditions expérimentales habituelles, ne produit ni bourgeon ni racine, devient capable de néoformations si on lui fournit la quantité d'eau nécessaire.

Il n'en reste pas moins remarquable que les deux extrémités ne sont pas douées des mêmes potentialités.

4. Influence de la lumière.

La majorité des substances libériennes provient des phénomènes de photosynthèse et est transportée des feuilles vers la tige et les racines. Si la production des néoformations est en rapport avec l'accumulation des substances libériennes, on peut supposer que cette dépendance est quantitative et que, par conséquent, la surface fonctionnelle du limbe attachée aux nervures règle la quantité des néoformations.

Une feuille est découpée comme l'indique la figure 7, de telle sorte que la plus grande partie du limbe ne soit plus en communication avec le pétiole. Une feuille intacte sert de témoin. Ces feuilles sont placées sur de la cendrée, dans une couche couverte de plaques de verre.

18 jours après le début de l'expérience, on constate :

1. Sur la feuille découpée : 24 racines sur le pétiole;
2. Sur la feuille intacte : 57 racines sur le pétiole, plus vigoureuses que celles formées sur le pétiole de la première feuille.

La formation des racines sur les pétioles est donc en rapport avec la surface du limbe adhérent aux nervures.

Il convient de rapprocher ce résultat de celui obtenu

précédemment (chap. II, polarité), où des fragments de feuilles non inanitiés, mais placés à l'obscurité, ont montré une diminution notable du nombre de racines, bien qu'il y eût encore beaucoup de grains d'amidon dans les cellules.

En ce qui concerne les bourgeons qui, dans l'expérience

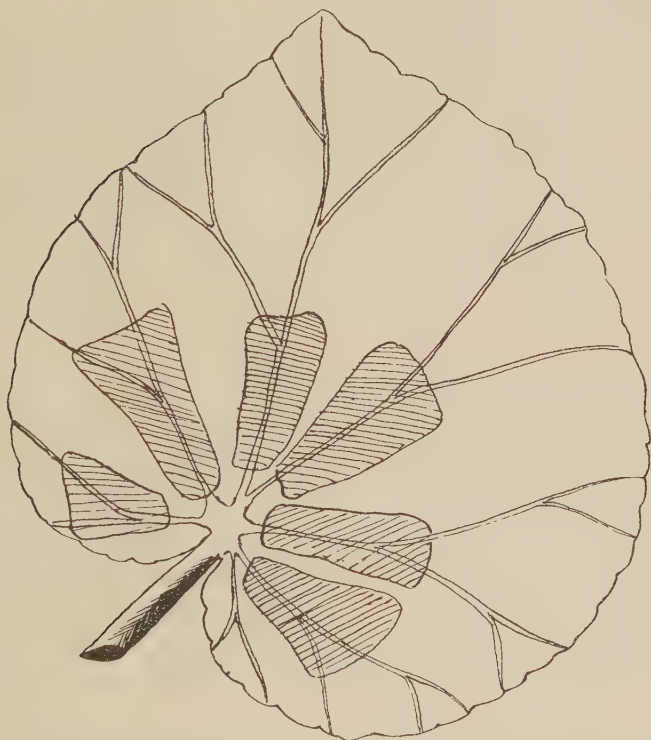


FIG. 7. — Influence de la lumière. Les parties hachurées sont enlevées.

sur la polarité, n'avaient manifesté aucune déficience, il en sera parlé au chapitre IV.

Qu'arrivera-t-il si nous supprimons toute la surface du limbe, capable de photosynthèse, maintenant seulement les nervures et laissant s'écouler vers la tige, pendant des

temps plus ou moins longs, le matériel accumulé dans ces nervures ?

Sur des feuilles de *Begonia Rex* restées attachées à la plante, on découpe tout le limbe, ne laissant subsister que le réseau des nervures principales, attachées au pétiole. A ce moment, les nervures contiennent des substances photosynthétisées qui, peu à peu, vont s'écouler par le pétiole vers la tige. L'expérience comprend quatre séries :

I. (Témoin.) Après l'enlèvement du limbe, les nervures sont immédiatement séparées de la plante et mises sur de la cendrée;

II. Un jour après l'enlèvement du limbe, on sépare deux nervures de la plante et les place sur de la cendrée;

III. Trois jours après l'enlèvement du limbe, on fait la même opération sur trois nervures;

IV. Cinq jours après l'enlèvement du limbe, on fait la même opération sur cinq nervures.

Ces diverses nervures isolées ont été examinées pendant 98 jours.

Le tableau VIII donne les principaux résultats.

On constate, à la suite de cette expérience, que dans les nervures isolées de leur limbe et détachées de la plante au même moment, les néoformations apparaissent normalement sur l'extrémité proximale, après 15 à 20 jours; tandis que les nervures isolées, maintenues respectivement 1, 3, 5 jours sur la plante, avant d'être mises en expérience, ne manifestent plus guère de racines (en moyenne 2). Celles-ci apparaissent de plus en plus tard, après respectivement 28, 36, 51 jours.

Ce qui est important, et nous reviendrons sur ce fait au chapitre IV, c'est que les bourgeons retardent davantage encore sur la moyenne (15 jours) dans les séries I et II, respectivement 36 et 66 jours, et que dans les séries III et IV il ne s'en forme plus un seul. De plus, les racines nouvellement apparues vivent de moins en moins longtemps, de la série I à la série IV: 60, 40, 20 et 15 jours.

Enfin, lorsqu'un lambeau de limbe est resté attaché à

la nervure, la durée de vie des racines est légèrement prolongée (série III, de 20 à 30 jours; série IV, de 15 à 20 jours).

TABLEAU VIII.

Néoformations sur des nervures isolées.

		Les néoformations apparaissent après :	État des néoformations après leur apparition.
Série I. <i>Témoin</i> ; les nervures isolées sont détachées de la plante au moment de l'expérience.	1 essai.	2 R, 49 jours. B, 36 jours.	} encore bien vivantes 60 jours après.
Série II. Les nervures isolées restent 1 jour sur la plante, puis en sont séparées.	Moyenne sur 2 essais.	2 R, 28 jours. 3 B, 66 jours.	} encore bien vivantes 40 jours après.
Série III. Les nervures isolées restent 3 jours sur la plante, puis en sont séparées.	Moyenne sur 2 essais. Nervure ayant gardé un lambeau de limbe.	2 R, 36 jours OB. 2 R, 28 jours OB.	} mortes 20 jours après. } mortes 30 jours après.
Série IV. Les nervures isolées restent 5 jours sur la plante, puis en sont séparées.	Moyenne sur 4 essais. Nervure ayant gardé un lambeau de limbe.	2 R, 51 jours OB. 2 R, 36 jours OB.	} mortes 15 jours après. } mortes 20 jours après.

Il semble que l'on puisse tirer de ces constatations deux conclusions :

D'abord, la durée de vie des néoformations est liée à la

quantité de substances nutritives se trouvant dans les nervures au moment de l'expérience, quantité d'autant moindre que les nervures sont restées plus longtemps, sans limbe adhérent, au contact de la plante.

Ensuite, le nombre des racines de néoformation ne varie pas en rapport avec la quantité de ces substances nutritives : il est de 2 en moyenne pour les essais des quatre séries, comme si le nombre de racines dépendait d'un facteur spécial dont il reste une quantité minimum dans les nervures après la suppression du limbe.

Or, nous avons déjà vu, dans le deuxième chapitre de ce travail, que le nombre de racines augmente progressivement sur des fragments de feuilles exposés à la lumière. L'expérience précédente confirme donc l'influence de la photosynthèse dans la néoformation des racines.

*
* *

Nos expériences constituent donc une confirmation complète des résultats obtenus par Bouillenne et Went sur les facteurs de néoformation radiculaire chez *Balsamina* et *Acalypha*.

Ces facteurs sont d'ordre substantiel. Les auteurs précédents les ont nommés d'un terme général : *Rhizocaline*.

1° La rhizocaline est formée dans les feuilles par photosynthèse; elle est transportée par le liber dans le pétiole et la tige selon une direction basipète irréversible.

2° Les feuilles adultes de méristèmes adultes sont seules capables de réaliser cette fabrication de ces substances formatrices.

3° Les racines adventices apparaissent au point d'arrêt (coupure) ou de ralentissement (anastomoses vasculaires, nervures secondaires transversales) du courant qui transporte dans le liber ces substances formatrices.

4° Celles-ci ne subissent pas d'une façon sensible l'influence de la pesanteur; elles disparaissent presque entièrement des feuilles dès que la photosynthèse est arrêtée.

(A. suivre.)

Institut de Botanique de l'Université de Liège.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (suite).

- (42) R. BOUILLENNE et P. PRÉVOT, Note préliminaire sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex*. (*C. R. Soc. belg. Biol.*, **111**, p. 639, 1932.)
R. BOUILLENNE et P. PRÉVOT, Recherches expérimentales sur les phénomènes de néoformation chez *Begonia Rex*. (*Bull. Ac. roy. de Belgique, Cl. des Sciences*, 5^e série, **19**, 1933, et **20**, 1934.)
 - (43) HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilung. (*Sitzber. Preuss. Akad. Wiss.*, 318-345 illus., 1913 et 1906; 1111 illus., 1914.)
 - (44) HABERLANDT, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. (*Beitr. z. Allg. Botanik*, **2**, heft 1., 1921.)
 - (45) HABERLANDT, Ueber Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundteilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. (*Biol. Centralbl.*, **42**, 145, 1922.)
 - (46) J. MASSART, Sur l'Irritabilité des Plantes supérieures. (*Rec. Inst. Bot. Léo Errera*, **6**, 1-56, 1906.)
 - (47) J. MASSART, La Cicatrisation chez les Végétaux. (*Rec. Inst. Bot. Léo Errera*, **3**, 399-464, 1908.)
 - (48) G.-R. JOHNSTONE, Effect of Wounding on Respiration and Exchange of Gases. (*Bot. Gaz.*, **79**, 339-340, 1925.)
 - (49) P. KRETZSCHMAR, Ueber Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **39**, 273-304, 1904.)
-

LA NÉOFORMATION DES BOURGEONS CHEZ *Begonia rex* PUTZ.

Note de P. PRÉVOT, présentée par R. BOUILLENNE.

Dans cette note, nous examinons un des facteurs qui contrôlent la néoformation des bourgeons sur la feuille : les corrélations qui existent entre la tige et la feuille.

Il est bien connu que la suppression du sommet de la tige amène le développement des bourgeons axillaires qui, autrement, resteraient à l'état latent. Chez *Begonia rex* Putz., K. Goebel (1) provoque la néoformation de bourgeons sur la feuille non isolée de la plante en enlevant le sommet méristématique de cette dernière. Certains chercheurs [Errera, Mac-Callum, Skoog, Thimann (2)] interprètent ces résultats par une action inhibitrice que le sommet méristématique de la tige exercerait sur le développement ou la formation des bourgeons sur les feuilles.

Cette hypothèse a donné lieu à de sérieuses critiques. On a fait observer que l'enlèvement du sommet méristématique de la tige amène des modifications dans la nutrition des différentes parties de la plante et que les substances qui ne sont plus utilisées par le méristème principal en voie de croissance, peuvent être employées au développement ou à la formation des bourgeons. L'expérience cruciale consisterait à provoquer une accumulation de substances nutritives dans une feuille dont les corrélations avec la tige ne seraient pas interrompues. Dans ces conditions, des bourgeons se formeraient-ils à l'endroit d'accumulation de ces substances ?

Nos expériences antérieures (3), sur des feuilles isolées de la plante, nous ont montré qu'il est facile de provoquer une accumulation de substances nutritives à certains endroits de la feuille. Il suffit d'interrompre le courant des substances plasmiques du liber par une coupure transversale d'une nervure principale. A l'endroit d'accumulation de ces substances apparaissent des racines et des bourgeons. Ce résultat a toujours été confirmé par de très nombreuses expériences.

(1) K. Goebel. *Flora*, 1903, t. 92.

(2) L. Errera. *Rec. Inst. de Botanique Leo Errera*, 1906, t. 6. Mac-Callum. *Bot. Gaz.*, 1905, t. 40. Skoog et Thimann. *Proc. Nat. Ac. sc.*, 1934, t. 20.

(3) R. Bouillenne et P. Prévot. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, (Cl. des sc.)*, 5^e série, 1933, t. 19; *ibid.*, 1934, t. 20.

Dans la nouvelle expérience que nous rapportons ici, nous provoquons cette accumulation de substances plasmiques du liber non plus sur des feuilles isolées de la plante mais bien sur des feuilles dont les corrélations avec la tige ne sont pas interrompues.

Sur deux feuilles non isolées de la plante nous incisons transversalement les nervures principales à différents endroits. Les deux plantes sont mises sous cloche en verre, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, favorable au développement éventuel des racines et des bourgeons. Après 125 jours (feuille n° 1) et 134 jours (feuille n° 2), ces feuilles sont coupées de la plante. Voici les résultats.

Feuilles non isolées de la plante.

Après 125 ou 134 jours.



Racines Pas de bourgeons.



On coupe ces feuilles de la plante.



13 ou 15 jours plus tard :

Apparition de bourgeons.

Il faut immédiatement remarquer que, sur ces feuilles non isolées de la plante, la section des nervures transversales a provoqué une accumulation de substances plasmiques du liber. La néoformation de racines à ces endroits en est la preuve incontestable. Cependant, 125 ou 134 jours après le début de l'expérience, aucune néoformation de bourgeons n'est visible, alors que le temps moyen d'apparition des bourgeons est de 15 jours. Mais si l'on isole la feuille de la plante, des bourgeons se forment au bout de 15 jours à côté des racines.

Par conséquent, nous avons provoqué une accumulation de substances nutritives sans amener l'apparition des bourgeons ; il a été nécessaire de rompre les corrélations qui existent entre la tige et la feuille pour provoquer l'apparition de bourgeons sur cette dernière.

Nous concluons de cette expérience que, chez *Begonia rex* Putz., la tige exerce une action inhibitrice sur la néoformation des bourgeons par la feuille. Cette note n'aborde pas encore le problème de la nature de cette inhibition, ni celui des facteurs positifs dans la néoformation des bourgeons.

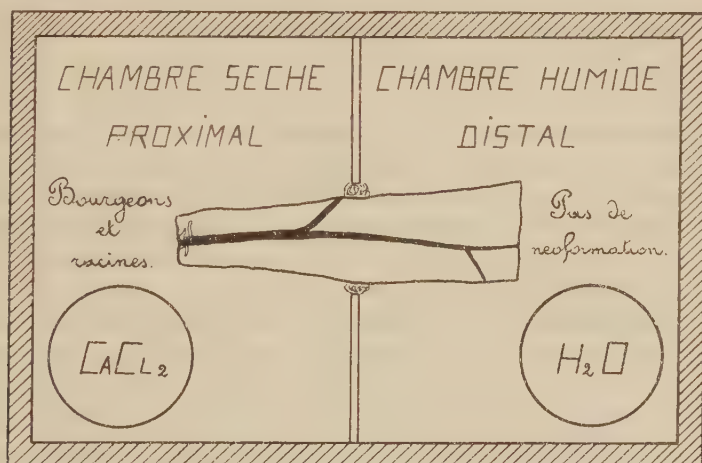
(Laboratoire de physiologie végétale.
Institut de Botanique de l'Université de Liège.)

La néoformation des bourgeons chez *Begonia Rex* Putz.,

par P. PREVOT,

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège.

Dans une note précédente ⁽¹⁾, nous avons montré que la première condition de néoformation des bourgeons par une feuille de *Begonia Rex* Putz. est la suppression des corrélations qui



existent entre la tige et la feuille. La tige exerce une action inhibitrice sur la néoformation des bourgeons par la feuille.

Nous abordons maintenant l'étude des facteurs qui provoquent la localisation des bourgeons sur des morceaux de feuilles isolés de la plante.

Rappelons que, dans toutes nos expériences antérieures (plusieurs centaines de morceaux de feuilles ont été utilisés), les bourgeons et les racines apparaissent au voisinage d'une nervure et *toujours* à l'extrémité proximale du morceau de feuille, c'est-à-dire à l'extrémité la plus proche de la tige.

(1) P. PREVOT, *C. R. Soc. Biologie*, t. CXX, 1935.

Cependant, dans une expérience antérieure ⁽²⁾, nous avons obtenu des néoformations de bourgeons à l'extrémité distale du morceau de feuille.

Sur 14 morceaux de feuille dont l'extrémité distale plongeait dans un liquide (eau des canalisations de la ville, liquide de Sachs, eau distillée), 12 avaient produit des bourgeons à l'extrémité distale ⁽³⁾.

Il est évident que le fait de plonger l'extrémité distale dans l'eau modifie le degré d'imbibition des tissus à cet endroit et l'on peut admettre facilement que le facteur imbibition des tissus intervient ici activement pour amener la néoformation de bourgeons à l'extrémité distale du morceau de feuille.

Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que, dans les conditions normales, l'extrémité proximale qui donne des bourgeons possède un pourcentage en eau plus élevé (91 %) que l'extrémité distale qui n'en produit pas (86,5 %).

Pour contrôler cette hypothèse, nous réalisons l'expérience suivante :

Une caisse recouverte de plaques en verre est divisée en deux compartiments par une cloison transversale dans laquelle sont aménagées des ouvertures. A travers celles-ci passent des morceaux de feuilles disposés de telle façon que l'extrémité proximale du morceau de feuille soit dans un compartiment et l'extrémité distale dans l'autre.

Le compartiment qui comprend l'extrémité distale est aménagé en chambre humide et cette extrémité est arrosée trois fois par jour.

L'autre compartiment constitue une chambre sèche où l'humidité de l'air est absorbée par du CaCl_2 contenu dans un godet. L'extrémité proximale qui se trouve dans cet air sec n'est pas arrosée.

Ce dispositif expérimental réalise donc les conditions suivantes :

extrémité distale dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau;

extrémité proximale dans une atmosphère sèche.

⁽²⁾ R. BOUILLENNE et P. PREVOT, *Bull. Acad. roy. de Belgique* (Cl. des Sc.), 5^e série, t. XX, 7, 1934, p. 729.

⁽³⁾ La pesanteur n'intervient pas dans cette expérience, car ce facteur ne peut modifier la localisation des néoformations. (*Loc. cit.*, p. 23.)

Le tableau et la figure 1 donnent les résultats.

TABLEAU I.

MORCEAUX DE FEUILLES.	EXTRÉMITÉ PROXIMALE CHAMBRE SÈCHE.	EXTRÉMITÉ DISTALE. CHAMBRE HUMIDE.
n° 1	b 27	0
2	b 25	0
3	b 20	0
4	b 20	0
5	b 22	0

b 27 = apparition des bourgeons 27 jours après le début de l'expérience.

Cette expérience prouve que le degré d'imbibition des tissus n'est pas le facteur qui détermine la localisation des bourgeons à l'extrémité proximale des morceaux de feuilles.

En effet, l'extrémité distale placée dans des conditions d'humidité particulièrement favorables n'a pas donné de bourgeons, alors que l'extrémité proximale qui se trouve dans une atmosphère sèche en a produit.

Par conséquent, dans l'expérience où l'extrémité distale plonge dans un liquide, ce n'est pas l'eau en tant que facteur d'imbibition qui provoque la néoformation des bourgeons à l'extrémité distale.

Il convient de rappeler maintenant que, dans une expérience antérieure, nous avons observé que la surface de blessure de l'extrémité distale plongeant dans un liquide ne se cicatrise pas, alors qu'elle se cicatrise à l'air.

Cette absence de cicatrisation ne serait-elle pas un des facteurs qui, dans ces conditions, provoquent la néoformation de bourgeons à cet endroit?

Pour répondre à cette question, nous étudions, dans l'expérience suivante, la faculté de néoformation de morceaux de feuilles dont l'extrémité distale est cicatrisée ou non.

Des morceaux de feuilles fraîchement coupés sont placés dans des vases de telle façon que l'extrémité distale plonge dans de l'eau des canalisations de la ville. Cette extrémité, comme nous l'avons vu, ne se cicatrise pas.

D'autres morceaux de feuilles sont laissés à l'air libre pendant trois jours. Après ce temps, l'extrémité distale s'est cicatrisée et ces morceaux de feuilles sont alors placés dans les mêmes conditions que ceux de la première série, l'extrémité distale plongeant dans l'eau.

Le tableau II indique les résultats.

TABLEAU II.

MORCEAU DE FEUILLE.	Extrémité distale dans l'eau		Laissé 3 jours à l'air, puis extrémité distale dans l'eau	
	proximal.	distal.	proximal.	distal.
n° 1	(r + b)14	b21	(r + b)24	b21
2	(r + b)14	b21	(r + b)14	b21
3	(r + b)14	b21	(r + b)14	b21
4	(r + b)14	b21	(r + b)14	0
5	b 28	b28	(r + b)14	b28

r = néoformation de racines.

b = néoformation de bourgeons.

14 = nombre de jours après le début de l'expérience.

Nous voyons que ce n'est pas l'absence de cicatrisation qui provoque l'apparition des bourgeons à l'extrémité distale. En effet, dans la 2^e série, où l'extrémité distale est cicatrisée, cette dernière a produit des bourgeons en grande quantité.

Le tableau II fournit un autre résultat très important. Nous voyons que l'extrémité distale, dans aucun cas, n'a donné de racines, alors que l'extrémité proximale en a formé.

Aux deux extrémités d'un même morceau de feuille nous avons, d'une part, des bourgeons seulement, de l'autre, des bourgeons et des racines.

Par conséquent, à une extrémité, nous avons une accumulation de rhizocaline, ce qui provoque l'apparition des racines; à l'autre extrémité, où la rhizocaline ne s'accumule pas (il n'y a pas de néoformation de racines à cet endroit), nous voyons apparaître des bourgeons.

Nous concluons que les facteurs qui amènent la néoformation des bourgeons ne sont pas les mêmes que ceux qui provoquent

l'apparition des racines, c'est-à-dire que *la rhizocaline agit spécifiquement sur la néoformation des racines.*

En résumé, dans nos conditions expérimentales, la néoformation des bourgeons à l'extrémité distale des morceaux de feuilles n'est provoquée ni par l'absence de cicatrisation de cette extrémité, ni par une imbibition favorable, ni par une accumulation de rhizocaline à cet endroit.

Nous pensons que le problème de la néoformation des bourgeons sur les feuilles de *Begonia Rex* Putz. et celui de leur localisation à l'extrémité proximale des morceaux de feuilles sont intimement liés au métabolisme général des cellules en voie de néoformation (respiration et fermentation) et nous nous proposons d'aborder cette question dans nos prochaines expériences.

Institut de Botanique.

Laboratoire de Phytologie végétale.

Armand MONOYER

Agrégé de l'Enseignement supérieur,
Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de l'Université de Liège

CONTRIBUTION A L'ANATOMIE DU *GINKGO BILOBA* L.

On sait l'intérêt qu'offre, au point de vue de l'évolution, l'étude de l'appareil reproducteur du *Ginkgo biloba*, que l'on considère comme un fossile vivant.

Si le *Ginkgo biloba* a été l'objet d'un nombre considérable de travaux cytologiques, parmi lesquels ceux dus à des savants japonais sont les plus nombreux, par contre il ne semble pas qu'on se soit beaucoup inquiété jusqu'ici de sa structure vasculaire.

Ainsi Chauveaud (1) a pu écrire « qu'il est assez difficile d'avoir une opinion précise sur le système vasculaire du *Ginkgo* ».

Worsdell (2), Seward et Gowan (3), Bernard (4), Sprecher (5), Lyon Harold (6) sont loin d'être d'accord sur la constitution même de ses faisceaux.

Quant à Chauveaud (1), il s'est, suivant son habitude, borné à l'étude des plantules de *Ginkgo* ; il a du reste, pu démontrer ainsi que contrairement à ce qu'on aurait pu imaginer a priori, le système vasculaire de cette plante ne présente guère de caractères primitifs. Ces caractères sont en effet masqués par « l'accélération assez grande » de la différenciation vasculaire, accélération due au volume de l'embryon.

Quoi qu'il en soit, nous avons pensé qu'il serait intéressant de mettre en évidence le parcours des faisceaux du *Ginkgo*, non dans une plantule, mais dans une pousse végétative, âgée d'un an et provenant d'un arbre adulte.

La méthode des traces foliaires montre par des coupes exécutées de haut en bas, comment les faisceaux des différentes feuilles rentrent successivement dans la tige (fig. 1). De chaque feuille, seulement deux faisceaux pénètrent dans la tige ; ces deux faisceaux sont très voisins l'un de l'autre et ont des parcours parallèles. On les dirait formés par la division d'une seule masse vasculaire.

L'étude du développement du bourgeon semble confirmer cette hypothèse. On constate en effet que dans le mamelon foliaire, il existe un canal sécréteur dont le développement est en avance sur celui du procambium. Dans la suite, le massif de procambium continuant à grossir, est arrêté dans son développement du côté jointif au canal sécréteur : il en résulte une double lobation, puis un scindement de la masse procambiale avant sa différenciation en éléments conducteurs.

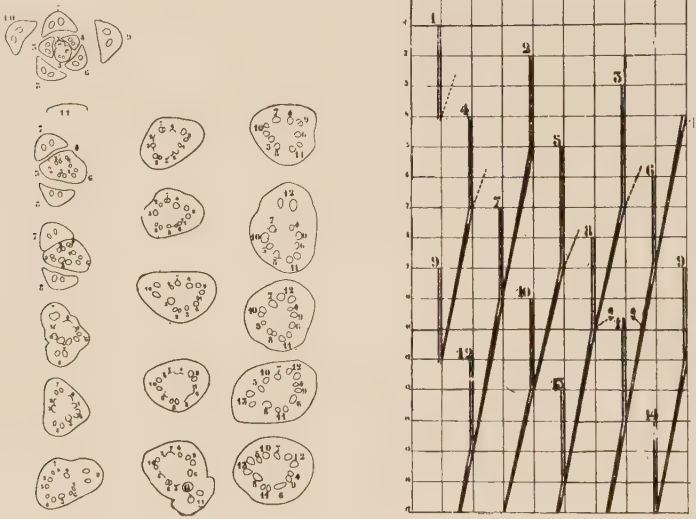
La figure 2 est une reconstitution du parcours des faisceaux.

On voit que les deux faisceaux « jumeaux » de chaque feuille des-

cendent d'abord isolément trois ou quatre segments ; ensuite ils se rapprochent et descendent, cette fois à l'état de cordon unique, à nouveau quatre segments, pour venir se réunir enfin aux faisceaux jumeaux des feuilles inférieures.

Si l'on considère dans son ensemble le schéma du parcours, on constate qu'il présente indéniablement des caractères primitifs, entre autres l'absence de faisceaux sympodiques nettement individualisés.

Ceci confirme donc ce que l'on savait déjà grâce à l'étude des organes reproducteurs.



En outre, au point de vue théorique, nous croyons avoir démontré, une fois de plus, que l'étude de la plantule seule ne permet pas de situer avec certitude une forme végétale dans l'ensemble de l'évolution et qu'il faut tenir compte, en outre, des caractères sexuels et des caractères anatomiques de l'adulte.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) CHAUEAUD. L'appareil conducteur des plantes vasculaires, et les phases principales de son évolution. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9^e série, tome XIII, 1911.
- (2) WORSDELL. On the origin of « Transfusion tissue » in the Leaves of Gymnospermous Plants. *Journal of the Linnean Soc.*, vol. XXXII, p. 118, 1897.
- (3) SEWARD et GOWAN. The Maidenhair-tree (*Ginkgo biloba* L.). *Ann. of Bot.*, vol. XIV, n^o LIII, 1900.
- (4) BERNARD. Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. *Beit. zum Bot. Centralbl.*, Bd XVII, heft. 2.
- (5) SPRECHER. *Le Ginkgo biloba*. Travaux de l'Institut botanique, Genève, VII^e série, X^e fasc., 1907.
- (6) LYON HAROLD. *The Embryogeny of Gynkgo*. 1904.

SUR LA DISTRIBUTION DE L'EAU, DE LA MATIÈRE SÈCHE ET DE L'AZOTE AU COURS DE LA GERMINATION CHEZ „IMPATIENS BALSAMINA” (L.)

par le Dr. H. WELSCH

(Institut de Botanique de l'Université de Liège, Dir. Prof. R. BOUILLENNE)

Avec 16 figures dans le texte

Reçu le 16 avril 1934

INTRODUCTION ET PLAN DU TRAVAIL

Étant donné les connaissances obtenues jusqu'aujourd'hui relativement à la germination d'*Impatiens balsamina* (L.), notamment en ce qui concerne l'apparition des racines en néoformation (BOUILLENNE et WENT) (1), il nous a paru intéressant de chercher à établir le jeu de la répartition de l'eau, de la matière sèche et notamment de la matière protéique, dans la plantule, au cours de la germination.

Pour réduire au minimum la complexité du problème, nous faisons germer les graines à l'obscurité, sur de l'eau de la distribution. La germination s'effectue donc dans des conditions spéciales : les sujets ne trouvent, dans le milieu, ni lumière, ni sucres, ni azote assimilable. Nous pouvons ainsi suivre, au cours de l'allongement des plantules, le mécanisme de la distribution des matériaux qui constituaient leur propre bagage et le mécanisme de la répartition de l'eau qui est empruntée au milieu, dans l'espoir de mettre en lumière certaines des conditions qui président à leur transport et à leur localisation.

Dans nos recherches, nous nous sommes attaché à suivre, pendant tout le cours de la germination, le comportement de l'eau (prise du poids frais), de la matière sèche (poids sec) et des corps azotés (dosage d'azote total), respectivement dans les cotylédons, les racines, et l'hypocotyle dans ses différentes portions. Nous avons ensuite tenté de préciser les résultats acquis

(1) R. BOUILLENNE et F. WENT, *Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures (substances formatrices de racines)* (*Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, XLIII, 1933).

en procédant à l'amputation expérimentale des cotylédons et des racines, de façon à mettre en évidence l'influence exercée par ces amputations sur l'évolution ultérieure du transport et de la localisation des matériaux de la plantule. Nous avons ainsi obtenu quelques résultats qu'il nous a paru intéressant de signaler.

INTENSITÉ DE L'ALLONGEMENT DANS LES DIFFÉRENTES ZONES DE L'HYPOCOTYLE

Avant d'interpréter les résultats de nos analyses, il n'est pas indifférent de se demander si les teneurs en eau, en matières sèches et en azote des différentes parties de l'hypocotyle, à un moment donné, seront plus ou moins en rapport avec la capacité d'allongement de chacune de ces parties et à ce moment donné.

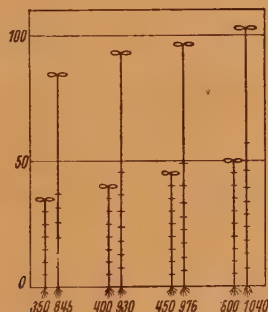
Nous avons donc commencé par étudier l'allongement de l'hypocotyle (germination à l'obscurité et sur de l'eau de la distribution) : sur des plantules de 35, 40, 45 et 50 mm. d'hypocotyle (5^e jour de germination), nous traçons, de 5 en 5 mm., sur l'hypocotyle, un trait à l'encre de chine. Quatre jours après, nous mesurons les distances qui séparent les repères. Voici les dimensions de chacune des portions séparées par les traits, en allant du cotylédon vers la racine (en dixièmes de millimètre) :

											Taille au 9 ^e jour
Taille 350 au 5 ^e jour . . .	475	55	60	60	50	55	80				845
Taille 400 au 5 ^e jour . . .	450	120	60	90	65	50	65	70			970
	490	70	60	60	60	50	50	70			910
	420	80	70	50	50	55	60	55			840
	550	90	55	55	50	50	50	100			1000
Moyenne taille 400 au 5 ^e jour	477,5	90	61	64	56	51	56	74			930
Taille 450 au 5 ^e jour . . .	600	70	75	60	50	50	60	50	75		1090
	365	115	65	60	55	50	55	50	55		870
	535	75	70	55	55	55	55	50	60		1010
	425	85	60	60	50	50	60	60	50		900
	510	80	70	50	55	55	50	65	75		1010
Moyenne taille 450 au 5 ^e jour	487	85	68	57	53	52	56	55	63		976
Taille 500 au 5 ^e jour . . .	460	110	70	55	50	50	55	50	60	70	1040

On constate, sur le champ (Diagr. I) que l'allongement de l'hypocotyle a porté presque totalement sur la portion de 5 mm. la plus rapprochée des cotylédons.

La deuxième portion de 5 mm. a quelque peu augmenté (parfois doublé) ainsi que la dernière (côté racine). Quant aux autres, ou bien elles ne se sont pas allongées, ou bien elles l'ont fait à peine. Comme nous le verrons plus loin, ces dernières sont précisément les plus pauvres en poids sec et en azote (par rapport au poids frais). Il ne faut pas perdre de vue que nos plantules poussent sur un milieu dépourvu d'azote assimilable. Dans les conditions ordinaires d'existence, il y aurait apport de produits azotés du sol, par l'intermédiaire des racines.

Or, en notant la teneur en eau, en matières sèches et en azote des différentes portions de l'hypocotyle au cours de la germination, nous assisterons à une véritable inanition azotée des portions de l'hypocotyle éloignées du cotylédon, par suite de l'arrêt de la translocation de l'azote cotylédonaire ; nous observerons, dans ces portions, la limite d'accroissement cellulaire en fonction de la teneur en azote (et non en sucres), c'est-à-dire en fonction de la teneur en protoplasme.



Diagr. I. — Croissance de l'hypocotyle du cinquième au neuvième jour.

Des traits à l'encre de chine espacés de 5 en 5 mms., le cinquième jour, montrent, au neuvième, que le cinquième supérieur de l'hypocotyle a fourni, à lui seul, la presque totalité de la croissance, à partir du cinquième jour.

La teneur en azote ne pourra être inférieure à environ 0,10 pour cent du poids frais.

Nous serons alors en présence du facteur essentiel qui déterminera l'arrêt de l'allongement, chez *Impatiens balsamina* et dans nos conditions d'expérience.

Dans nos recherches, les substances ternaires ne sembleront pas intervenir pour fixer cette limite à l'allongement de l'hypocotyle.

Tels sont les faits que nous allons tenter de mettre en évidence.

RECHERCHES PRÉLIMINAIRES EN VUE DE LA STABILISATION DU MATÉRIEL

La stabilisation du matériel constitue la vraie difficulté du présent travail, car il est malaisé de réaliser un matériel végétal d'étude assez homogène pour permettre les comparaisons strictement précises qu'exigeaient nos recherches.

Nous savons déjà que des graines, qui ne montrent aucune différence dans leurs caractères extérieurs, ne se développeront pas nécessairement de la même façon, alors qu'elles sont, cependant, placées dans les mêmes conditions de développement.

Il semble que des circonstances encore obscures et qui interviennent notamment pendant la maturation de la graine tiennent, sous leur dépendance, le développement ultérieur de celle-ci (E. BUNNING) (1).

En outre, les graines que l'on trouve dans le commerce sont souvent d'origine inconnue. Elles peuvent provenir de mélanges de variétés, celles-ci seront précoces ou tardives, etc.

Cependant, un tel matériel dépourvu d'homogénéité nous a été d'une grande utilité, dans la première partie de ce travail. En effet il nous a permis de déceler certaines constances, précisément à cause de sa variabilité.

Dans la seconde partie (interventions expérimentales), nous avons disposé d'un matériel recueilli sur une seule variété d'*Impatiens balsamina* (2) et qui présentait une très grande stabilité.

Pour tenter d'obtenir le matériel homogène désiré nous avons commencé par trier les graines au tamis. Nous avons ainsi séparé les graines en 4 lots d'après leur diamètre :

Lot	Mèche	Diam. en m/ms.
1	14	1,37 — 1,70
2	10	1,70 — 1,98
3	9	1,98 — 2,36
4	8	2,36 — 3,00

Quelques dosages d'azote total par la méthode de KJELDAHL (v. p. 1, technique) sont pratiqués sur des groupes de 15 graines choisies une à une dans un lot déterminé, afin de réunir, dans chaque groupes de 15 graines, des sujets aussi semblables que possible. Les résultats sont consignés dans le tableau suivant :

(1) E. BUNNING, *Die Abhängigkeit der Entwicklung etiolierter Bohnen (Phaseolus multiflorus) vom Zeitpunkt der Samenreife* (Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., 1931, 10, 494).

(2) Ces graines provenaient de la maison Vilmorin de Paris.

*Prise du poids et dosage de l'azote total
sur des lots de 15 graines d'« Impatiens balsamina »*

Poids moyen d'l graine en m/mgr.	Mèche	Diam. moyen d'l graine en m/ms.	N moyen d'l graine en m/mgr.
2,86	14	—	0,085
5,40	10	—	0,207
6,73	10	—	0,236
6,90	10	1,98	0,221
8,94	9	2,10	0,288
9,42	9	—	0,305
9,73	9	2,20	0,300
11,57	9	2,36	0,356
12,42	8	—	0,367
13,30	8	2,45	0,379
13,90	8	—	0,412
14,37	8	—	0,462

Comme on devait s'y attendre, le poids de la graine et sa teneur en azote sont fonction du volume de la graine. Mais ce choix méticuleux, parmi les graines d'un même lot réalisé par le tamisage, n'est pas suffisant, et nous allons mettre en évidence des variations beaucoup trop considérables pour nous permettre de travailler avec la précision que nécessitent nos recherches.

Par exemple dans le lot n° 3 (1,98 à 2,36 m/ms ; mèche 9), nous choisissons 32 groupes de 15 graines. Ces groupes pèsent respectivement :

m/mgr. 141,80 — 142,85 — 145,51 — 140,16 — 142,81 — 143,80 — 144,72 — 143,12 — 142,39 — 143,50 — 144,78 — 142,15 — 142,30 — 144,35 — 144,00 — 142,35 — 142,05 — 140,95 — 140,65 — 142,65 — 143,44 — 140,48 — 140,42 — 140,10 — 140,42 — 139,75 — 140,55 — 141,12 — 140,80 — 139,85 — 139,96.

Soit une série de lots dont le poids varie de 145,51 m/mgr. à 139,75 m/mgr., donnant donc une variation en poids, atteignant, au maximum, trois pour cent environ. Voici donc un matériel d'apparence très homogène, mais voyons ce que nous révèle l'étude comparée de quelques-uns de ces lots.

1° Huit de ces groupes de 15 graines sont utilisés pour le dosage de l'azote total. Par suite d'un accident, nous n'obtenons que 7 résultats :

Poids des 15 graines	Poids moyen d'l graine	N total moyen d'l graine	Poids des 15 graines	Poids moyen d'l graine	N total moyen d'l graine
140,10	9,34	0,297	145,51	9,70	0,307
140,16	9,34	0,295	142,12	9,41	0,273
140,48	9,34	0,311	130,65	9,38	0,290
141,80	9,45	0,309			

On peut constater que malgré notre choix méticuleux nous observons environs 3 % d'écart entre les poids et environ 16 % d'écart entre les teneurs en azote de la série la plus riche et ceux de la série la plus pauvre.

2° D'autre part, l'absence d'homogénéité, malgré toutes les apparences extérieures des graines, mise en évidence par le dosage de l'azote total, se révèle aussi bien par les résultats que fournit la cultures de telles graines.

En voici un exemple :

Nous plaçons à l'étuve à 26°, à l'obscurité, sur papier filtre maintenu humide à l'aide d'eau de la distribution (1), les 4 lots de 15 graines pesant, en m/mgr. : 140,55 — 140,80 — 139,85 — 139,96 (variation de poids inférieure à 1 %).

Après cinq jours de culture, voici les résultats obtenus au point de vue de la taille de l'hypocotyle des plantules (2) :

Nombre	Taille en m/ms.	Nombre	Taille en m/ms.
5	15	12	2
7	5 — 8	21	1
11	4	4	0

Comme on le voit, l'homogénéité de ces groupes de 15 graines est donc fort approximative.

C'est notamment parce que les variations *individuelles* de la teneur en azote de ces graines aussi semblables que possible est encore bien plus considérable que ne le feraient supposer les valeurs MOYENNES obtenues par l'analyse de lots de 15 graines et citées plus haut.

Ces variations individuelles se révèlent si l'analyse porte, non plus sur les *graines*, toutes de même aspect, mais sur les *plantules* issues de ces graines ; ces plantules se trouvent, après quelques jours de culture, à des stades différents de leur croissance, bien que toutes les graines aient cependant été cultivées dans les mêmes conditions de milieu et pendant le même nombre de jours.

En voici un exemple :

150 graines de poids moyen 14,21 m/mgr. sont mises en culture, à l'obscurité, sur papier filtre humide, à l'étuve à 26°. Après 10 jours, nous obtenons des plantules qui ne sont pas toutes arrivées au même stade de développement. Au point de vue de la taille, par exemple, les plus petites mesurent 15 m/ms., les grandes 90 m/ms.

Nous prélevons, dans la culture, 4 lots de 8 *plantules*. Chacun de ces lots est composé de sujets très semblables, non seulement par leur taille, ce qui n'est qu'un des facteurs d'appréciation de la croissance, mais aussi par le volume apparent de l'hypocotyle, le développement des racines, l'aspect des cotylédons (BOUILLENNE) (3).

(1) Voir technique.

(2) Mesuré de la base des cotylédons à l'insertion des racines.

(3) Consulter à ce sujet : BOUILLENNE, *Néoformation des racines sur hypocotyles chez les plantules de Impatiens balsamina*, dans BOUILLENNE et WENT, *Recherches expérimentales sur la néoformation des racines* (Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, XLIII, 1933, p. 33).

Un cinquième lot de 10 plantules est prélevé le quatorzième jour de la mise en culture ; un sixième, de 8 plantules, est prélevé le dix-septième jour.

Voici les résultats obtenus pour le dosage de l'azote total dans chacun de ces six lots. Les valeurs d'azote sont rapportées à une plantule.

Nombre de jours	Taille en m/ms.	N en m/mgr.
10	15 — 25	0,4452
10	25 — 30	0,4771
10	40 — 50	0,4735
10	80 — 90	0,4841
14	100 — 110	0,4410
17	70 — 75	0,4060

D'autre part, le dosage de l'azote dans 8 graines donne une MOYENNE de 0,4506 m/mgr. par graines, et si nous prenons la MOYENNE des teneurs en azote obtenues dans l'analyse des 6 lots de plantules, nous trouvons 0,454 m/mgr. Variation de 1 % environ.

Mais si nous comparons les résultats obtenus dans chacun des 6 lots de plantules, pris individuellement, nous trouvons une teneur en azote moyenne de 0,4841 m/mgr. pour les sujets à croissance la plus rapide, et de 0,4060 m/mgr. pour les sujets dont la croissance fut la plus lente. Soit une variation d'environ 20 %.

Voici 2 autres exemples :

1° Graines de poids moyen 15,45 m/mg. Après 7 jours de culture nous prélevons 4 lots de plantules, toutes très semblables dans chaque lot. Nous obtenons :

Nombre de pl.	Taille en m/ms.	N par pl. en m/mgr.	
7	10	0,4947	} moyenne N 0,520 m/mgr.
9	35 — 40	0,4413	
8	50 — 60	0,5390	
4	80 — 100	0,7244	

Nous enregistrons dans ce cas-ci une différence de 40 % entre les valeurs extrêmes.

2° Petites graines de poids moyen 4,11 m/mgr. 9 jours de culture.

Nombre de pl.	Taille en m/ms.	N par pl. en m/mgr.	
10	10	0,147	} moyenne N 0,167 m/mgr.
8	20 — 35	0,168	
6	45 — 70	0,200	

Nous enregistrons ici une différence de 26 % entre les valeurs extrêmes.

Ces résultats, sur la teneur en azote des plantules, nous donnent des MOYENNES qui s'inscrivent d'elles-mêmes, à leur place dans notre premier tableau relatif à la teneur moyenne en azote des graines, d'après leur poids moyen.

Mais ces résultats montrent encore à l'évidence combien il serait illusoire de vouloir, dans le genre de recherches que nous entreprenons, s'appuyer sur des MOYENNES pour tirer des conclusions générales : même en partant d'un matériel de graines aussi homogène que possible, on peut observer des variations *individuelles* de l'ordre de 40 %, dans la teneur en azote des plantules.

Il faut nécessairement choisir d'abord scrupuleusement les graines à mettre en culture, ensuite attendre le début du développement et prélever alors individu par individu, au cours même du développement, des sujets complètement semblables par leur aspect extérieur, si l'on veut réduire au minimum les risques d'erreur lorsqu'il s'agira de comparer des résultats.

Nous pouvons, en outre, tirer une autre conclusion des analyses précédentes :

Dans un lot de graines parfaitement semblables par leurs caractères extérieurs, ce sont les graines les plus riches en azote qui fournissent les sujets à croissance la plus rapide.

Notons que si deux résultats signalés jusqu'ici ne confirment pas la conclusion, c'est vraisemblablement parce que des facteurs extérieurs tels que rapidité d'imbibition du tégument séminal, orientation de l'embryon peuvent amener une variation de deux ou trois jours dans le départ de la croissance, variation qui, évidemment, se marque d'autant plus que le nombre de jours de culture est moins élevé.

TECHNIQUE

Les graines d'*Impatiens balsamina* sont donc soigneusement choisies, de façon à réaliser, autant que possible, un matériel bien homogène permettant de comparer entre eux les résultats obtenus dans les différentes analyses d'une même culture :

Les graines d'une culture sont prélevées dans un lot déterminé obtenu par le triage préalable au tamis. Elles ont sensiblement le même poids, le même volume et le même aspect extérieur au point de vue forme, coloration, matité.

Comme la surveillance de chaque graine ou de chaque plantule est nécessaire pour permettre, aux différents stades du développement, le prélèvement de plantules suffisamment semblables entre elles, nous avons, sur le conseil de M. le Professeur BOUILLENNE, déposé chaque graine sur une bandelette de papier filtre dont les extrémités rabattues plongent dans le fond d'un petit tube en verre où elles sont en contact avec de l'eau.

Les tubes sont mis à l'étuve à 26°, à l'obscurité. Ils sont surveillés et aussitôt que le germe se montre (généralement le troisième jour) il est orienté vers le bas.

Au bout de quelques jours (cinq ou six généralement), toutes ces graines, qui paraissent semblables par leurs caractères extérieurs, ont donné naissance à des plantules qui révèlent déjà des potentialités différentes, car le développement n'est pas également avancé chez chacun des sujets.

Nous choisissons alors des groupes de plantules qui présentent des caractères extérieurs aussi communs que possible et nous les réunissons en lots sur lesquels nous pourrions procéder à des études comparatives, aux divers stades de la croissance, en ne nous exposant qu'à un minimum de causes d'erreur dues aux variations individuelles.

L'eau utilisée est l'eau de la distribution de la ville de Liège.

Cette eau est pauvre en sels minéraux et pratiquement dépourvue de composés azotés.

Voici sa composition moyenne d'après LACOMBLE et SCHOofs (1) :

Résidu d'évaporation séché à 100°	0,360
Chlorures (Cl)	0,0123
Sulfates (SO ₃)	0,0131
Nitrates (N ₂ O ₅)	traces
Oxyde Ca (CaO)	0,1405
Oxyde Mg (MgO)	0,01533

L'eau est exempte de nitrites, d'ammoniaque, de sulfide hydrique et de phosphates. Elle contient des carbonates et des bicarbonates, ainsi que des traces de fer.

Nous employons l'eau de la distribution et non l'eau distillée parce que cette dernière n'est pas favorable au développement.

En effet, quand on fait germer les graines dans l'eau distillée, leurs réserves restent souvent inutilisées par manque de sels minéraux (2), ou sont éliminées par exosmose (3).

Un exemple typique de ce ralentissement de la croissance et ensuite de son arrêt précoce est fourni par le tableau I comparé aux autres tableaux (v. p. 1).

Nos analyses portent donc sur des sujets prélevés dans des lots homogènes. Autant que possible, une analyse porte sur une dizaine de plantules, mais, parfois, nous n'obtenons pas plus de cinq sujets suffisamment semblables par leurs caractères extérieurs pour être traités dans une seule recherche.

Les plantules réunies en vue d'une analyse sont divisées en six fragments :

1° les cotylédons sont séparés au niveau de l'insertion du pétiole à l'hypocotyle ;

2° l'hypocotyle est divisé en 4 portions d'égale longueur, ces quatre portions sont numérotées 1H, 2H, 3H, 4H, en allant du cotylédon vers les racines ;

3° les racines (4).

Nous obtenons donc 6 portions que nous dénommons : C, 1H, 2H, 3H, 4H, R.

Pour chacune de ces portions, nous établissons le poids frais, le poids sec, la teneur en azote d'après la méthode DE PREGL (5).

Par calcul, nous obtenons le degré d'imbibition : rapport $\frac{\text{poids frais}}{\text{poids sec}} \cdot \frac{\text{PF}}{\text{PS}}$

(1) LACOMBLE et SCHOofs, *Ann. de la Soc. Géol. de Belgique*, XXXII, mémoires, 1905, p. 94.

(2) LUBIMENKO, *l. c.*, II, p. 705.

(3) TRUE, RODNEY, H., *The harmful action of distilled water* (*Amer. J. Bot.*, I, 255, 1914).

(4) Malgré toute l'attention apportée à séparer exactement les racines de l'hypocotyle, cette séparation reste toujours quelque peu arbitraire par l'absence de limite précise entre racines et hypocotyle.

(5) PREGL, *La micro-analyse organique quantitative*, Paris, Presses universitaires de France, 1923.

Le pourcentage d'azote est calculé en fonction du poid frais : $\frac{100N}{PF}$ et en fonction du poids sec : $\frac{100N}{PS}$.

Ensuite, afin de pouvoir comparer la répartition des divers éléments dans les lots aux différents stades de l'allongement, nous établissons le pourcentage de chacun des éléments :

- 1° dans la plante entière (C + H + R) ;
- 2° dans l'hypocotyle et les racines (H + R) et
- 3° dans l'hypocotyle seul (H).

Dans les représentations graphiques, nous fixons, sur l'axe des abscisses, 6 points arbitraires correspondant aux 6 portions de la plantule.

Nous portons, en ordonnées, les valeurs numériques fournies par nos analyses.

Parfois, les valeurs cotylédonaire ne sont pas reproduites, sur les diagrammes, afin d'éviter de donner à ces derniers, des dimensions démesurées. D'ailleurs, les valeurs cotylédonaire ne présentent pas d'intérêt direct dans notre travail.

Toutes les valeurs sont rapportées à une plantule.

LA RÉPARTITION DE L'EAU, DE L'AZOTE ET DE LA MATIÈRE SÈCHE AU COURS DE LA GERMINATION

TABLEAU I : Culture sur eau distillée.

TABLEAUX II et III : Culture sur eau de la distribution (de même que les suivants).

Les plantules se répartissent nettement en deux catégories d'après la rapidité de l'allongement : numéros 4, 5, 6, 7, croissance rapide ; numéros 8, 9, 10, croissance lente. La taille 59 est la taille maximum obtenue dans le deuxième lot.

TABLEAUX IV et V : deux catégories, d'après la rapidité de la croissance.

TABLEAUX VI et VII : même remarque, la taille 120 représente le maximum de taille observé.

TABLEAU ANNEXE : trois séries de résultats obtenus sur les témoins au cours des interventions expérimentales, la taille 140 est le maximum observé.

TABLEAU I. — Graines de poids moyen 12,60 mmgrs. — Culture sur eau distillée :

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
1	8	8	C	18,746	7,120	0,2129	2,632	1,135	2,990
			1H	2,707	0,292	0,0332	9,270	1,226	12,369
			2H	3,045	0,251	0,0297	12,131	0,975	11,832
			3H	3,059	0,191	0,0254	16,015	0,830	13,298
			4H	3,317	0,180	0,0226	18,427	0,681	12,555
			R	11,781	0,840	0,0526	14,025	0,446	6,261
			Tot.C+H+R	42,655	8,874	0,3764			
			Tot. H + R	23,909	1,754	0,1635			
			Tot. H	12,128	0,914	0,1109			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				4,806		
2	16	16	C	28,676	4,696	0,163	6,106	0,568	3,471
			1H	7,918	0,534	0,051	14,827	0,644	9,550
			2H	8,088	0,382	0,045	21,172	0,556	11,780
			3H	8,114	0,340	0,042	23,864	0,517	12,352
			4H	9,814	0,428	0,051	22,929	0,519	11,915
			R	21,880	1,170	0,064	18,700	0,292	5,470
			Tot.C+H+R	84,490	7,550	0,416			
			Tot. H + R	55,814	2,854	0,253			
			Tot. H	33,934	1,684	0,189			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				11,190		
3	17	38	C	24,174	4,018	0,148	6,016	0,612	3,683
			1H	12,428	0,554	0,068	22,433	0,547	12,274
			2H	14,684	0,402	0,049	36,527	0,333	12,189
			3H	13,334	0,362	0,042	6,834	0,314	11,602
			4H	14,750	0,406	0,053	36,330	0,359	13,054
			R	19,394	1,098	0,053	17,653	0,273	4,826
			Tot.C+H+R	98,754	6,840	0,413			
			Tot. H + R	74,580	2,822	0,265			
			Tot. H	55,196	1,724	0,212			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				14,437		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,418	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,038

TABLEAU II. — Graines de poids moyen 10 mmgrs.

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
4	9	46	C	16,699	4,321	0,1888	3,864	1,130	4,369
			1H	9,136	0,531	0,0525	17,205	0,574	9,887
			2H	12,100	0,396	0,0338	30,555	0,273	8,535
			3H	12,210	0,307	0,0300	39,771	0,245	9,771
			4H	14,300	0,369	0,0350	38,753	0,244	9,485
			R	26,610	1,135	0,0538	23,444	0,202	4,740
			Tot.C+H+R	91,055	7,059	0,3939			
			Tot. H + R	74,356	2,738	0,2051			
			Tot. H	47,746	1,603	0,1513			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				12,899		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,432	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,580
5	10	50	C	18,465	3,045	0,1583	6,064	0,857	5,198
			1H	16,799	0,835	0,0666	20,118	0,396	7,976
			2H	17,475	0,455	0,0558	38,406	0,319	12,263
			3H	20,202	0,400	0,0383	50,505	0,189	9,575
			4H	19,283	0,345	0,0392	44,328	0,203	9,011
			R	26,400	1,260	0,0567	20,952	0,214	4,500
			Tot.C+H+R	118,624	6,430	0,4149			
			Tot. H + R	100,159	3,385	0,2566			
			Tot. H	73,759	2,125	0,1999			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				18,448		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,349	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,452

(Suite du TABLEAU II)

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en mili- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
6	11	90	C	20,836	2,200	0,1114	9,470	0,534	5,063
			1H	27,781	0,917	0,0614	30,295	0,221	6,695
			2H	29,060	0,734	0,0400	39,591	0,137	5,449
			3H	33,710	0,715	0,0371	47,146	0,110	5,188
			4H	32,123	0,693	0,0357	46,353	0,111	5,151
			R	36,000	1,180	0,0386	30,508	0,107	3,271
			Tot.C+H+R	179,510	6,439	0,3242			
			Tot. H + R	158,674	4,239	0,2128			
			Tot. H	122,674	3,059	0,1742			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				27,878		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,180	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,034
7	15	100	C	20,930	1,802	0,1000	11,614	0,477	5,549
			1H	27,808	0,898	0,0710	30,966	0,255	7,906
			2H	29,516	0,682	0,0660	43,278	0,223	9,677
			3H	37,504	0,718	0,0400	52,233	0,106	5,571
			4H	38,640	0,788	0,0420	49,035	0,108	5,329
			R	38,066	2,516	0,0520	25,109	0,136	3,430
			Tot.C+H+R	192,464	6,404	0,3710			
			Tot. H + R	171,534	4,602	0,2710			
			Tot. H.	133,468	3,086	0,2190			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				30,053		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,192	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,793

TABLEAU III. — Graines de poids moyen 10 mmgrs. (Suite du précédent)

N°	Jours de culture	Taille H en milli-mètres		PF en milli-grammes	PS en milli-grammes	N en milli-grammes	PF PS	100N PF	100N PS
8	13	15	C	21,704	3,870	0,220	5,608	1,013	5,684
			1H	6,866	0,386	0,040	17,787	0,582	10,362
			2H	6,950	0,322	0,038	21,583	0,546	11,801
			3H	7,088	0,248	0,036	28,580	0,507	14,516
			4H	7,098	0,278	0,028	25,532	0,394	10,071
			R	19,164	0,840	0,056	22,814	0,292	6,666
			Tot.C+H+R	68,870	5,944	0,418			
			Tot. H+R	47,166	2,074	0,198			
			Tot. H	28,002	1,234	0,142			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				11,586		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,606	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						7,032
9	14	31	C	23,556	2,692	0,180	8,750	0,764	6,686
			1H	11,884	0,572	0,056	20,776	0,471	9,790
			2H	11,524	0,238	0,036	35,134	0,312	10,975
			3H	15,356	0,400	0,040	38,390	0,260	10,000
			4H	15,638	0,486	0,032	32,176	0,204	6,584
			R	31,904	1,424	0,074	22,404	0,231	5,196
			Tot.C+H+R	109,862	5,902	0,418			
			Tot. H+R	86,306	3,210	0,238			
			Tot. H	54,402	1,786	0,164			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				18,614		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,380	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						7,082
10	20	59	C	19,743	1,946	0,0772	10,140	0,391	3,967
			1H	24,752	0,886	0,0550	27,936	0,222	6,207
			2H	25,098	0,574	0,0312	43,724	0,124	5,436
			3H	25,406	0,530	0,0268	47,935	0,105	5,056
			4H	26,906	0,600	0,0268	44,843	0,100	5,466
			R	27,306	1,894	0,0220	14,417	0,080	1,161
			Tot.C+H+R	149,202	6,430	0,2390			
			Tot.H+R	129,468	4,484	0,1618			
			Tot. H	102,162	2,590	0,1398			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				23,204		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,170	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						3,717

TABLEAU IV. — Graines de poids moyen 12,60 mmgrs.

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
11	6	45	C	15,826	3,352	0,1248	4,712	0,788	3,723
			1H	12,408	0,586	0,0552	21,174	0,444	9,419
			2H	12,729	0,364	0,0404	34,945	0,317	11,098
			3H	14,162	0,328	0,0332	43,176	0,234	10,121
			4H	16,068	0,384	0,0380	41,843	0,236	0,895
			R	27,934	1,594	0,0708	17,461	0,254	4,441
			Tot.C+H+R	99,018	6,608	0,3624			
			Tot. H+R	83,192	3,256	0,2376			
			Tot. H	55,358	1,662	0,1778			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				14,984		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,365	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,484
12	8	101	C	19,904	2,034	0,1480	9,785	0,747	7,276
			1H	34,530	0,916	0,0588	37,696	0,170	6,419
			2H	33,180	0,594	0,0360	55,858	0,108	6,060
			3H	411,56	0,680	0,0484	60,523	0,117	7,117
			4H	42,224	0,750	0,0484	56,298	0,114	0,453
			R	34,436	2,380	0,0656	14,468	0,190	2,756
			Tot.C+H+R	205,430	7,354	0,4052			
			Tot. H+R	185,526	5,320	0,2572			
			Tot. H	151,090	2,940	0,1916			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				27,934		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,197	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,509
13	8	60	C	19,014	2,429	0,1828	7,630	0,961	7,335
			1H	17,044	0,624	0,0452	27,314	0,265	7,243
			2H	20,610	0,420	0,0340	49,095	0,164	8,095
			3H	22,712	0,460	0,0368	49,373	0,162	8,000
			4H	25,104	0,480	0,0424	52,300	0,168	8,833
			R	30,246	1,930	0,0648	15,671	0,214	3,357
			Tot.C+H+R	134,740	6,406	0,4060			
			Tot. H+R	115,726	3,914	0,2232			
			Tot. H	85,480	1,984	0,1584			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				21,033		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,301	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,337

TABLEAU V. — Graines de poids moyen 12.60 mmgrs. (Suite du précédent)

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli-mètres		PF en milli-grammes	PS en milli-grammes	N en milli-grammes	PF PS	100N PF	100N PS
14	9	25	C	16,836	3,934	0,1869	4,279	1,109	4,748
			1H	5,600	0,334	0,0336	16,766	0,600	10,059
			2H	6,042	0,198	0,236	30,515	0,390	11,919
			3H	7,746	0,198	0,0228	39,121	0,294	11,515
			4H	8,112	0,204	0,0208	39,764	0,256	10,196
			R	18,752	1,352	0,0436	13,869	0,232	3,324
			Tot.C+H+R	63,088	6,220	0,3312			
			Tot. H+R	46,252	2,286	0,1444			
			Tot. H	27,500	0,934	0,1008			
			Tot. PF				10,142		
			PS				10,142		
15	80	80	C	25,340	2,082	0,1508	12,170	0,595	7,243
			1H	25,672	0,968	0,0624	36,851	0,174	6,446
			2H	30,984	0,674	0,0344	45,970	0,111	5,103
			3H	29,256	0,532	0,0316	54,992	0,108	5,939
			4H	26,070	0,568	0,0412	45,897	0,158	7,253
			R	29,798	1,000	0,0540	29,798	0,181	5,400
			Tot.C+H+R	177,120	5,824	0,3744			
			Tot. H+R	151,780	3,742	0,2236			
			Tot. H	121,982	2,742	0,1696			
			Tot. PF						
			PS				30,412		
16	15	33	C	23,418	3,138	0,1952	7,462	0,833	6,220
			1H	15,038	0,640	0,0504	23,484	0,335	7,875
			2H	13,358	0,400	0,0096	33,395	0,071	2,400
			3H	20,010	0,484	0,0328	41,342	0,163	6,776
			4H	18,986	0,666	0,0372	28,507	0,195	5,585
			R	23,424	1,196	0,6008	19,585	0,259	5,083
			Tot.C+H+R	114,226	6,524	0,3860			
			Tot. H+R	90,808	3,386	0,1908			
			Tot. H	67,384	2,190	0,1300			
			Tot. PF						
			PS				17,508		
16	15	33	Tot. 100N					0,337	
			PF						
			Tot. 100N						5,916
16	15	33	PS						

TABLEAU VI — Graines de poids moyen 9,4 mmgrs.

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
17	5	65	C	16,742	4,546	0,1888	3,682	1,127	4,153
			1H	17,056	0,746	0,0510	22,863	0,299	6,836
			2H	20,096	0,488	0,0320	41,180	0,159	6,558
			3H	24,024	0,400	0,0285	60,060	0,118	7,100
			4H	23,466	0,446	0,0328	52,614	0,139	7,354
			R	27,192	1,122	0,0536	24,235	0,197	4,777
			Tot.C+H+R	128,576	7,748	0,3866			
			Tot. H+R	111,834	3,202	0,1978			
			Tot. H	84,642	2,080	0,1442			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				16,594		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,300	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						4,989
18	6	95	C	17,570	4,344	0,1968	4,044	1,120	4,530
			1H	22,730	0,834	0,0624	27,254	0,274	7,482
			2H	28,504	0,600	0,0404	47,506	0,141	6,733
			3H	29,314	0,584	0,0352	50,195	0,120	6,027
			4H	32,498	0,636	0,0396	51,097	0,121	6,226
			R	25,842	1,142	0,0520	22,628	0,201	4,553
			Tot.C+H+R	156,458	8,140	0,4264			
			Tot. H+R	138,888	3,796	0,2296			
			Tot. H	113,046	2,654	0,1776			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				19,220		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,272	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,238
19	7	43	C	20,386	4,122	0,2000	4,945	0,981	4,852
			1H	11,610	0,586	0,0304	19,812	0,261	5,187
			2H	12,298	0,400	0,0280	30,745	0,227	7,000
			3H	16,128	0,358	0,0196	45,050	0,121	5,474
			4H	18,338	0,444	0,0300	41,301	0,163	6,756
			R	32,822	1,706	0,0556	19,239	0,169	3,259
			Tot.C+H+R	111,582	7,616	0,3636			
			Tot. H+R	91,196	3,494	0,1636			
			Tot. H	58,374	1,788	0,1080			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				14,650		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,325	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						4,774

TABLEAU VII. — Graines de poids moyen 9,4 mmgrs. (Suite du précédent)

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli-mètres		PF en milli-grammes	PS en milli-grammes	N en milli-grammes	PF PS	100N PF	100N PS
20	8	30	C	19,706	3,888	0,1784	5,068	0,905	4,588
			1H	7,680	0,430	0,0292	17,860	0,380	6,790
			2H	8,192	0,232	0,0164	35,310	0,200	7,068
			3H	9,846	0,292	0,0156	33,719	0,148	5,342
			4H	12,298	0,348	0,0264	35,339	0,214	7,586
			R	25,220	1,090	0,0376	23,127	0,149	3,449
			Tot.C+H+R	82,942	6,280	0,3036			
			Tot. H + R	63,236	2,392	0,1252			
			Tot. H	38,016	1,302	0,0876			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				13,207		
21	14	120	C	20,354	1,688	0,0864	12,058	0,424	5,118
			1H	37,592	1,178	0,0436	31,911	0,115	3,701
			2H	38,406	0,730	0,0444	52,610	0,115	6,082
			3H	34,524	0,598	0,0368	57,732	0,106	6,153
			4H	36,042	0,720	0,0520	50,058	0,144	7,222
			R	34,624	1,218	0,0528	28,426	0,152	4,334
			Tot.C+H+R	201,542	6,132	0,3180			
			Tot. H+R	181,188	4,444	0,2296			
			Tot. H	146,564	3,226	0,1768			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				32,876		
22	14	10	C	22,862	2,166	0,1368	10,554	0,598	6,315
			1H	28,744	0,982	0,0548	29,270	0,190	5,580
			2H	25,308	0,578	0,0324	42,055	0,133	5,605
			3H	24,256	0,466	0,0336	52,051	0,138	7,210
			4H	23,064	0,742	0,0328	31,083	0,142	4,420
			R	32,858	1,334	0,0456	24,631	0,138	3,418
			Tot.C+H+R	156,092	6,268	0,3360			
			Tot. H+R	133,230	4,102	0,1992			
			Tot. H	100,372	2,768	0,1536			
			Tot. $\frac{FP}{PS}$				24,902		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,215	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,360

TABLEAU ANNEXE.

Nº	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
24	8	81	C	17,872	2,860	0,1732	6,248	0,969	6,055
			1H	19,500	0,742	0,0484	26,280	0,248	6,522
			2H	20,540	0,474	0,0284	43,333	0,138	5,991
			3H	26,254	0,576	0,0320	45,579	0,121	5,555
			4H	26,764	0,638	0,0348	41,949	0,130	5,454
			R	23,732	1,170	0,0608	20,283	0,256	5,196
			Tot.C+H+R	134,662	6,460	0,3776			
			Tot. H+R	116,790	3,600	0,2044			
			Tot. H	93,058	2,430	0,1436			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				20,845		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,280	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,845
31	14	125	C	23,124	2,330	0,1372	9,924	0,593	5,888
			1H	37,456	0,848	0,0700	44,169	0,186	8,254
			2H	37,998	0,658	0,0464	57,747	0,122	7,051
			3H	42,340	0,706	0,0464	59,971	0,109	6,572
			4H	48,170	0,906	0,0476	53,167	0,098	5,253
			R	23,600	1,124	0,0530	20,996	0,224	4,715
			Tot.C+H+R	212,688	6,572	0,4006			
			Tot. H+R	189,564	4,242	0,2634			
			Tot. H	165,964	3,118	0,2104			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				32,362		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,188	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,095

TABLEAU ANNEXE (*Suite*).

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
34	17	140	C	27,678	1,940	0,1776	14,267	0,641	9,154
			1H	43,260	0,958	0,0912	45,156	0,210	9,519
			2H	43,390	0,692	0,0540	62,702	0,124	7,803
			3H	46,728	0,746	0,0534	63,638	0,114	7,158
			4H	52,584	0,990	0,0544	53,115	0,103	5,494
			R	30,204	1,256	0,0484	24,047	0,160	3,853
			Tot.C+H+R	243,844	6,582	0,4790			
			Tot. H+R	216,166	4,642	0,3014			
			Tot. H	185,962	3,386	0,2534			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				37,047		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,196	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						7,277
39	6	46	C	22,790	6,284	0,2468	3,626	1,082	3,927
			1H	13,112	0,702	0,0376	18,678	0,286	5,356
			2H	15,938	0,468	0,0256	34,055	0,160	5,470
			3H	17,930	0,442	0,0172	40,565	0,095	3,891
			4H	18,148	0,482	0,0232	37,651	0,127	4,813
			R	25,942	1,252	0,0648	20,720	0,249	5,175
			Tot.C+H+R	113,860	9,630	0,4152			
			Tot.H+R	91,070	3,346	0,1684			
			Tot. H	65,128	2,094	0,1036			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				11,823		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,364	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						4,311

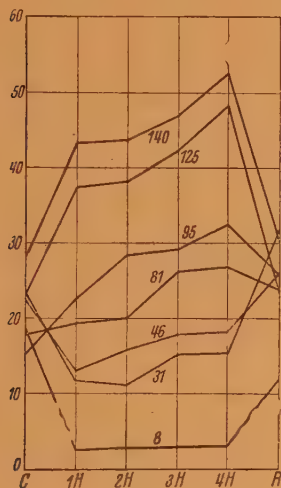
VARIATION DU POIDS FRAIS (1) (Diagr. II)

Lorsque la plantule est encore très petite, le poids de C l'emporte sur celui de H et de R.

Lorsqu'elle atteint 10 m/ms., le poids de C est à peu près égal à celui de H ; les quatre quarts de H ont chacun un poids sensiblement égal ; le poids de R est inférieur à celui de C.

Ensuite, au cours de l'allongement (bien qu'à l'obscurité), le poids de C continue à s'élever mais moins rapidement que celui de R. Toutefois c'est surtout H qui gagne en poids.

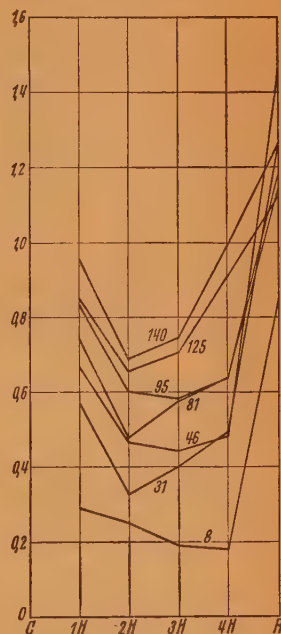
L'augmentation de poids de H n'est pas la même dans toute son étendue : elle est spécialement accusée dans le quatrième quart (côté racine) ; elle est de moins en moins marquée à mesure que l'on se rapproche de C.



Diagr. II. — Poids frais en m/mgr. des différentes parties de la plantule à des stades successifs de la germination. Taille de l'hypocotyle allant de 8 à 140 m/ms. (taille maximum).

Il montre l'augmentation progressive de toutes les parties, en poids frais, au cours de la germination. Les racines arrivent assez tôt au voisinage de leur maximum.

(1) Nous réunissons dans nos diagrammes les résultats obtenus sur quelques sujets suffisamment semblables par leur taille, leur rapidité de croissance et leur composition. Ce sont les résultats des analyses reprises sous les numéros 1, 9, 4, 24, 18, 31, 34, dans lesquels les hypocotyles mesurent respectivement 8, 31, 46, 81, 95, 125 et 140 mms.



Diagr. III. — Poids sec en m/mgr. des racines et des différentes parties de l'hypocotyle à des stades successifs de la germination. Toutes les parties augmentent progressivement en poids sec aux dépens des cotylédons.

Lorsque la plantule paraît avoir atteint sa taille maximum, si l'on en juge par les témoins, les poids du premier et du deuxième quart tendent à s'égaliser, mais tout en restant inférieurs à celui du troisième quart. Celui du quatrième quart reste dominant.

Les racines arrivent assez tôt au voisinage de leur poids maximum.

VARIATION DU POIDS SEC (Diagr. III)

Le poids sec total obtenu, par chauffage à l'étuve à 110°, de la plantule étiolée, à tous les stades de son développement, est inférieur au poids sec que donnerait la graine, elle même chauffée à 110° (1).

Lorsque la plantule semble ne plus s'allonger, son poids sec total peut descendre approximativement à la moitié de celui de la graine desséchée à l'étuve.

Le poids sec de C s'abaisse progressivement au cours de la germination. Celui de H et de R s'élève de plus en plus.

En ce qui concerne H c'est le premier quart qui augmente le plus rapidement en poids sec, au moins jusqu'au moment où la plantule a atteint la moitié de sa taille définitive probable ; ensuite, le quatrième quart peut le dépasser en poids sec. Le deuxième et le troisième quart restent toujours inférieurs en poids sec au premier et au quatrième. Le poids sec du deuxième quart est généralement inférieur à celui du troisième.

Il y a donc translocation de la matière sèche, du cotylédon vers la racine.

VARIATION DU TAUX DE L'AZOTE (Diagr. IV)

Au cours de la germination, le taux de l'azote cotylédonnaire diminue progressivement. Celui de H s'élève régulièrement. L'élévation est surtout rapide dans le premier quart tandis qu'elle reste assez équivalente dans chacun des trois autres quarts.

Le taux d'azote des racines est très variable.

Il y a donc passage de l'azote des cotylédons dans l'hypocotyle.

S'il y a translocation de l'azote, des cotylédons vers les racines, du moins elle ne peut être mise en évidence dans les expériences pratiquées sur les mélanges de variétés.

Dans le diagramme IV, les valeurs d'azote sont ramenées à cent pour permettre la comparaison. En effet, ce qui nous intéresse, c'est la répartition de l'azote et non les quantités absolues.

(1) Les graines passées à l'étuve à 110° perdent environ 10 % de leur poids.

VARIATION DU RAPPORT DU POIDS FRAIS AU POIDS SEC (Diagr. V)

Le rapport augmente en tous points à mesure de la croissance.

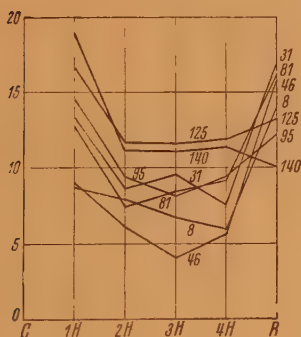
Il progresse modérément dans C et dans R dès que la plante a atteint le tiers ou la moitié de la taille maximum observée chez les témoins.

Il progresse, au contraire, fortement dans l'hypocotyle, spécialement au niveau de 3H (1).

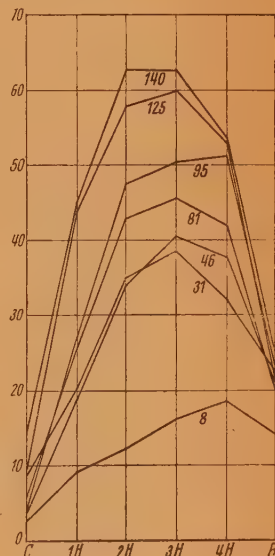
A la fin du développement, le rapport chez 2H, se rapproche de celui de 3H et peut même exceptionnellement l'atteindre lorsque la croissance a sensiblement atteint son maximum, à l'obscurité.

Le rapport $\frac{PF}{PS}$ se montre assez constant dans les racines lorsque la plantule à acquis le tiers environ de sa taille maximum.

Il varie généralement de 20 à 22. Il peut cependant atteindre 25 à la fin de la croissance.



Diagr. IV. — Répartition de l'azote dans les différentes parties de la plantule à des stades successifs de la germination. Les valeurs de C ne sont pas représentées.



Diagr. V. — Rapport $\frac{PF}{PS}$ à des stades successifs de la germination.

Le rapport augmente progressivement au cours de la germination, il arrive rapidement au voisinage de son maximum dans les racines. Le maximum est très régulièrement observé au niveau de 3H. Le maximum de 4H observé sur le sujet de 95 mms. est une exception.

(1) Nous avons trouvé deux fois un rapport plus élevé dans 4H que dans 3H, dans 43 séries d'analyses.

VARIATION DU RAPPORT DE L'AZOTE TOTAL AU POIDS SEC, $\frac{100N}{PS}$ (Diagr. VI)

Les variations semblent peu significatives en raison des différences individuelles.

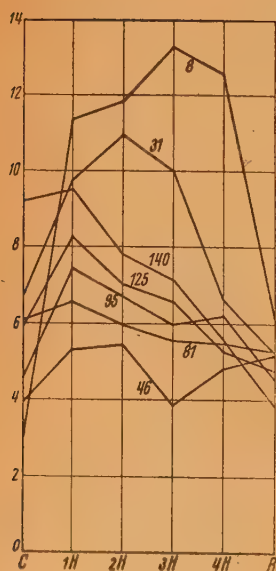
Sauf au début de la croissance et en général, le rapport est plus élevé dans 1H et 2H, moins élevé dans 3 et 4H.

La croissance ne modifie vraisemblablement pas cette situation.

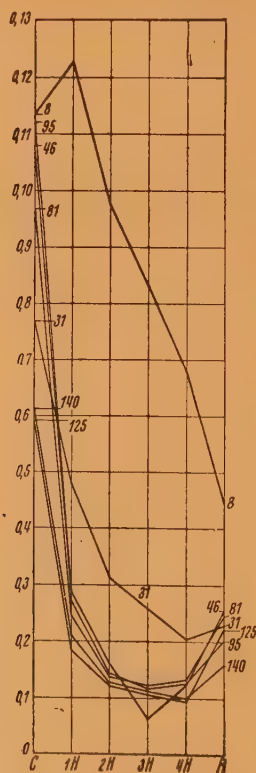
VARIATION DU RAPPORT DE L'AZOTE TOTAL AU POIDS FRAIS $\frac{100N}{PF}$

Le rapport (diagr. VII) faiblit à mesure de l'allongement dans toute la plante.

Au niveau de 2,3 et 4H, il se rapproche rapidement d'une valeur qui



Diagr. VI. — Rapport $\frac{100N}{PS}$ à des stades successifs de la germination.



Diagr. VII. — Rapport $\frac{100N}{PF}$ à des stades successifs de la germination.

n'est guère supérieure au minimum accessible dans nos observations. Ce minimum, qui est presque atteint dans 2H et que l'on enregistre dans 3 et 4H au moment où la croissance est terminée, se maintient très sensiblement au voisinage de 0,1.

La plante se flétrit et les cotylédons tombent avant que ce minimum soit atteint par 1H.

Nous avons vu, d'autre part, que la partie inférieure de l'hypocotyle atteint, en peu de jours, sa taille presque définitive.

L'acheminement rapide du rapport $\frac{100N}{PF}$ vers le minimum 0,1 n'en est que la traduction.

La translocation de l'azote dans la partie inférieure de l'hypocotyle est rapidement terminée (ou presque terminée) : très tôt au cours de la germination, 3 et 4H ne prennent plus guère d'eau et ne reçoivent plus guère d'azote, d'où la stabilité de la taille et du rapport $\frac{100N}{PF}$, à leur niveau.

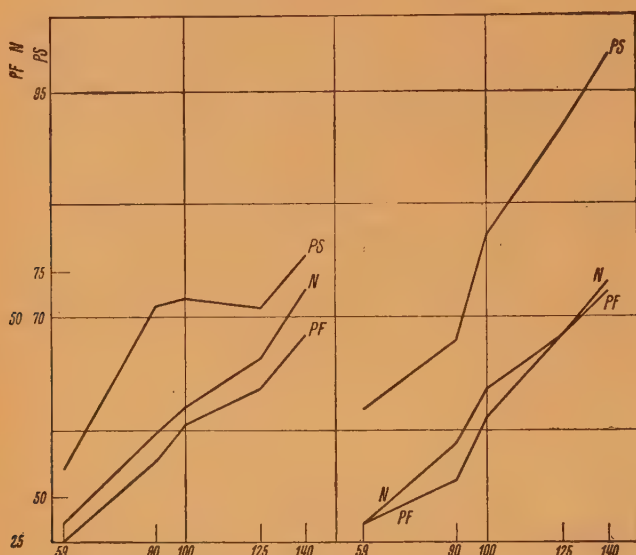
DISCUSSION DES RÉSULTATS

Les résultats obtenus jusqu'ici nous permettent de répondre à la question suivante : est-ce la matière sèche (et plus spécialement les sucres), qui détermine la quantité d'eau absorbée, autrement dit l'augmentation de poids au cours de la germination (obscurité, eau de la distribution)?

Nous pensons pouvoir montrer que, contrairement à l'opinion généralement admise, c'est la matière azotée qui proportionne la quantité d'eau de l'hypocotyle. En effet, confrontons les résultats obtenus chez les sujets ayant atteint sensiblement la limite de leur développement (nos 10, 6, 7, 31, 34) : ils possèdent assez exactement le même poids sec, leur teneur en azote est variable, leur poids frais et leur allongement est également variable.

N°	Taille	PF tot	PS tot	N tot
10	59	149	6,4	0,23
6	90	179	6,4	0,32
7	100	192	6,4	0,37
31	125	212	6,6	0,40
34	140	243	6,6	0,48

Il est manifeste que *taille et poids frais (autrement dit, quantité d'eau totalisée pendant la germination) sont fonction de la teneur en azote et non de la teneur en poids sec.* En vertu de quel mécanisme? Une réponse nous semble



Diagr. VIII. — Valeur de PF (en mmgr.), de PS (en centièmes de mmgr.), de N (en millièmes de mmgr.) au niveau de 3H (à gauche) et de 4H (à droite) chez des sujets arrivés au voisinage de la limite de développement. Taille des sujets en abscisses.

On voit que le poids frais est fonction essentielle de la teneur en azote et non du poids sec. Les valeurs du poids sec s'adaptent, par translocation, à celles du poids frais, au niveau de 4H.

s'imposer : l'imbibition de la matière protéique (diagr. VIII). En effet voyons ce qui se passe au niveau de 3 H région où le rapport $\frac{PF}{PS}$ est le plus élevé.

N°	Taille	PF	PS	N tot	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{PF}{PS}$
10	59	25	0,53	0,027	0,105	48
6	90	34	0,71	0,037	0,110	47
7	100	38	0,72	0,040	0,106	52
31	125	42	0,71	0,046	0,109	59
34	140	48	0,75	0,053	0,114	62

Le rapport $\frac{100N}{PF}$ montre une certaine *constance* dans cette région qui ne s'allonge plus, qui ne prend plus d'eau (variation maximum de 8,6 pour cent), tandis que le rapport $\frac{PF}{PS}$ varie de 25 pour cent. Il semble bien que nous observons ici la limite d'imbibition de la matière protéique (ou, mieux, le voisinage de la limite): l'allongement, le poids frais ne s'élèvent plus parce que la matière protéique a atteint, chez chacun des sujets, la limite de sa capacité d'imbibition. Par contre nous n'observons aucune relation fixe entre le poids sec et le poids frais.

Nous pouvons faire les mêmes observations sur les résultats obtenus au niveau de 4H :

N°	Taille	PF	PS	N tot	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{PF}{PS}$
10	59	27	0,60	0,027	0,100	45
6	90	32	0,69	0,036	0,111	46
7	100	39	0,79	0,042	0,108	49
31	125	48	0,91	0,048	0,098	53
34	140	53	0,99	0,054	0,103	53

La constance relative du rapport $\frac{PF}{PS}$ au niveau de 4H pourrait nous faire supposer que c'est la teneur en PS qui détermine la valeur de PF.

Mais nous constatons que pour des valeurs de poids sec plus élevées que dans 3H, nous n'observons pas une augmentation correspondante du poids frais.

C'est pourquoi, comme nous l'avons déjà signalé, le rapport $\frac{PF}{PS}$ est constamment plus élevé au niveau de 3H qu'au niveau de 4H. Cette constance trouve maintenant son explication : *ce n'est pas la matière sèche en général, ou bien la matière sucrée qui détermine l'importance de la prise d'eau, c'est la matière protéique, et celle-ci présente une limite d'imbibition.*

Or, comme il n'y a pas, dans 3H et 4H, translocation basipète (appréciable) de matière azotée (au moins à partir d'un certain moment au cours de la germination — obscurité, eau de la distribution) tandis qu'il y a translocation de matière sèche non azotée, la valeur de PF résultant de l'imbibition maximum de la matière protéique reste fixe et impose un fléchissement au

rapport $\frac{PF}{PS}$, en raison de l'accumulation progressive de PS dans 4H. La constance assez relative du rapport (± 50), semble montrer que la translocation de la matière sèche non azotée est commandée par la teneur en eau, c'est-à-dire, en dernière analyse, par la teneur en azote.

Quelle est la valeur minimum du rapport $\frac{100N}{PF}$? Nous trouvons une moyenne de 0,106 avec écart de 8 pour cent. Mais cette valeur est probablement trop élevée parce que nous n'avons pas toujours enregistré l'imbibition maximum (la limite *extrême* de l'allongement).

Ce sont probablement les valeurs les plus basses 0,098 ou 0,1 qui représentent le mieux la limite d'imbibition, comme nous aurons l'occasion de le voir chez les sujets amputés des cotylédons.

La matière protéique peut donc exercer son influence sur mille parties d'eau, environ, pour une d'azote (en poids).

La limite de prise d'eau en fonction de l'azote explique le fait signalé plus haut que les graines les plus riches en azote donnent les plus grandes plantules, indépendamment de la teneur en poids sec.

Si cette constatation a pu être établie, c'est que nous sommes assuré d'avoir travaillé dans un milieu dépourvu d'azote assimilable.

INTERVENTIONS EXPÉRIMENTALES

En vue d'apporter un peu plus de lumière sur le rôle des divers facteurs internes intervenant dans le mécanisme de la prise et de la répartition de l'eau, nous avons procédé à quelques recherches expérimentales sur un nouveau matériel de graines d'une seule variété, de poids ± 10 mgr. qui se sont révélées très stables (1).

Nous procédons à l'amputation des cotylédons et des racines, dans des délais variables. Ensuite l'hypocotyle est soumis à l'analyse après un nombre de jours également variable.

Par exemple (n° 40 du tableau ci-dessous), à un lot de plantules de 8 jours mesurant 80 mms. d'hypocotyle, nous enlevons les cotylédons; ensuite, le onzième jour, nous enlevons les racines, et enfin, le dix-septième jour, les hypocotyles sont sacrifiés. Ils mesurent à ce moment 88 mms. Les témoins de 17 jours mesurent 140 mms.

Les différentes portions sont soumises à l'analyse.

(1) Ces graines provenaient de la maison Vilmorin à Paris. Une seule variété : double cramioisi carminé.

Voici la série d'expérimentations entreprises :

N°	Taille H à la 1 ^{re} amputation de C ou de R	Nombre de jours de culture			Taille H atteinte en fin d'expérience	Taille H du témoin	N° du témoin
		C	H	R			
27	80	8	11	11	90	} 94	(N° 26)
28	80	8	11	11	95		
29	80	8	14	14	91	} 125	(N° 31)
30	80	8	14	14	96		
32	80	8	17	17	97	} 140	(N° 34)
33	80	8	17	17	92		
35	41	11	11	5	85	94	(N° 27)
36	41	12	12	5	95		
37	41	14	14	5	109	125	(N° 31)
38	41	17	17	5	95	140	(N° 34)
40	80	8	17	11	88	} 140	(N° 34)
41	80	8	17	11	87		
42	80	8	17	14	89	} 140	(N° 34)
43	80	8	17	14	86		

Les traumatismes sont suivis de phénomènes essentiellement « fébriles » notamment de l'augmentation des oxydations. Mais ces phénomènes sont de trop courte durée pour exercer une influence dans nos conditions expérimentales (1).

AMPUTATION DES COTYLÉDONS

L'amputation est pratiquée le huitième jour.

Les plantules sont réparties en trois lots analysés respectivement le onzième, le quatorzième et le dix-septième jour.

Le tableau VIII concerne les témoins de 8 jours de culture.

Les tableaux IX, X et XI concernent les sujets amputés des cotylédons et respectivement analysés les onzième, quatorzième et dix-septième jour.

Chacun de ces tableaux signale les résultats obtenus sur des témoins respectivement âgés de 11, 14 et 17 jours.

(1) Consulter M. et R. BOUILLENNE, *Contribution à l'étude de la respiration en fonction de l'hydratation* (Ann. Phys. et Physico-Chimie biol., IV, 457, 1926).

TABLEAU VIII

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
23	8	76	C	17,798	2,514	0,1652	7,079	0,928	6,571
			1H	21,860	0,740	0,0476	29,540	0,217	6,432
			2H	22,326	0,452	0,0304	49,393	0,136	6,725
			3H	26,062	0,534	0,0272	48,805	0,104	5,093
			4H	27,056	0,642	0,0360	42,143	0,133	5,607
			R	2V,508	1,084	0,0608	22,608	0,248	5,608
			Tot.C+H+R	139,610	5,966	0,3672			
			Tot.H+R	121,812	3,452	0,2020			
			Tot. H	97,304	2,368	0,1412			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				23,400		
24	8	81						0,263	
			Tot. $\frac{100N}{PF}$						
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,154
			C	17,872	2,860	0,1732	6,248	0,969	6,055
			1H	19,500	0,742	0,0484	26,280	0,248	6,521
			2H	20,540	0,474	0,0248	43,333	0,138	5,992
			3H	26,254	0,576	0,0320	45,579	0,121	5,555
			4H	26,764	0,638	0,0348	41,949	0,130	5,54
			R	23,732	1,170	0,0608	20,283	0,256	5,196
			Tot.C+H+R	134,662	6,460	0,3776			
25	8	85							
			Tot. H+R	116,790	3,600	0,2044			
			Tot. H	93,058	2,430	0,1436			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				20,845		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,280	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,845
			C	19,848	3,004	0,1844	6,607	0,929	6,138
			1H	22,984	0,846	0,0684	27,167	0,297	8,085
			2H	23,526	0,524	0,0646	44,896	0,197	8,854
			3H	28,106	0,596	0,0452	47,157	0,160	7,583
			4H	28,972	0,668	0,0476	43,371	0,174	7,125
			R	24,666	1,110	0,0736	22,221	0,298	6,630
			Tot.C+H+R	148,102	6,748	0,4656			
			Tot. H+R	128,254	3,744	0,2812			
			Tot. H	103,588	2,634	0,2076			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				21,947		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$						
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,899

TABLEAU IX

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
26	11	94	C	19,196	1,734	0,1180	11,070	0,614	6,805
			1H	26,376	0,694	0,0500	38,005	0,189	7,204
			2H	28,492	0,522	0,0308	54,582	0,108	5,900
			3H	30,496	0,526	0,0344	57,977	0,112	6,539
			4H	35,506	0,684	0,0432	51,909	0,121	6,315
			R	19,902	0,876	0,0400	22,719	0,200	4,566
			Tot.C+H+R	159,968	5,036	0,3164			
			Tot. H+R	140,772	3,302	0,1984			
			Tot. H	120,870	2,326	0,1584			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				31,76r		
27	8	90	C	15,510	2,466	0,1412	6,289	0,910	5,725
			1H	25,160	0,716	0,0532	35,189	0,211	7,430
			2H	28,098	0,538	0,0428	52,226	0,152	7,955
			3H	31,392	0,528	0,0340	59,454	0,108	6,439
			4H	32,556	0,664	0,0356	59,030	0,109	5,361
			R	20,247	0,950	0,0396	21,311	0,195	4,168
			Tot.C+H+R	152,962	5,862	0,3464			
			Tot. H+R	137,452	3,396	0,2052			
			Tot. H	117,216	2,446	0,1656			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				26,093		
28	8	95	C	25,106	4,416	0,2536	5,685	1,010	5,742
			1H	28,656	0,856	0,0636	33,476	0,221	7,429
			2H	32,740	0,612	0,0424	53,496	0,129	6,928
			3H	34,076	0,604	0,0424	56,417	0,124	7,019
			4H	37,218	0,800	0,0464	46,522	0,124	5,800
			R	31,692	1,466	0,0624	21,618	0,196	4,256
			Tot.C+H+R	189,488	8,754	0,5108			
			Tot. H+R	164,382	4,338	0,2572			
			Tot. H	132,690	2,872	0,1948			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				21,645		
28	8	95	Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,269	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,835

TABLEAU X

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
29	8	91	C	19,092	3,062	0,1972	6,235	1,032	6,440
			1H	26,950	0,764	0,0628	35,274	0,233	8,219
			2H	31,202	0,528	0,0436	59,094	0,139	8,257
			3H	31,840	0,530	0,0372	60,075	0,116	7,018
			4H	35,750	0,688	0,0532	51,962	0,098	5,116
			R	26,884	1,164	0,0532	23,096	0,197	4,570
			Tot.C+H+R	171,718	6,736	0,4292			
			Tot. H+R	152,626	3,674	0,2320			
			Tot. H	125,742	2,510	0,1788			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				25,492		
30	8	96						0,249	
			Tot. $\frac{100N}{PF}$						
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,371
			C	18,392	2,882	0,1732	6,381	0,941	6,009
			1H	26,230	0,824	0,0676	31,832	0,257	8,203
			2H	30,614	0,542	0,0444	60,904	0,145	8,191
			3H	33,132	0,544	0,0344	56,483	0,103	6,323
			4H	39,468	0,738	0,0432	53,479	0,109	5,853
			R	24,834	1,058	0,0464	23,472	0,186	4,385
			Tot.C+H+R	172,670	6,588	0,4092			
31	14	125							
			Tot. H+R	154,278	3,706	0,2360			
			Tot. H	129,444	2,648	0,1896			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				26,209		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,236	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,211
			C	23,124	2,330	0,1372	9,924	0,593	5,888
			1H	37,456	0,848	0,0700	44,169	0,186	8,254
			2H	37,998	0,658	0,0464	57,747	6,122	7,051
			3H	42,340	0,706	0,0464	59,971	0,109	6,572
31	14	125	4H	48,170	0,906	0,0476	53,167	0,098	5,254
			R	23,600	1,124	0,0530	20,996	0,224	4,715
			Tot.C+H+R	212,688	6,572	0,4006			
			Tot. H+R	189,564	4,242	0,2634			
			Tot. H	165,964	3,118	0,2104			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				32,362		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,188	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,095

TABLEAU XI

N°	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
32	8	97	C	19,272	3,104	0,1878	6,208	0,974	6,050
			1H	27,520	0,860	0,0580	32,000	0,210	6,744
			2H	34,274	0,558	0,0408	61,422	0,119	7,311
			3H	34,456	0,532	0,0312	64,766	0,090	5,864
			4H	37,992	0,716	0,0372	53,061	0,097	5,195
			R	27,910	1,126	0,0468	24,786	0,167	4,156
			Tot.C+H+R	181,424	6,896	0,4018			
			Tot. H+R	162,152	3,792	0,2140			
			Tot. H	134,242	2,666	0,1672			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				26,308		
33	8	92	C	20,728	3,047	0,1818	6,802	0,877	5,966
			1H	25,474	0,854	0,0600	29,829	0,235	7,025
			2H	32,118	0,526	0,0436	61,060	0,135	8,288
			3H	37,202	0,574	0,0376	64,811	0,101	6,550
			4H	37,972	0,682	0,0412	55,677	0,108	6,041
			R	28,036	1,138	0,0512	24,636	0,182	4,499
			Tot.C+H+R	181,530	6,821	0,4154			
			Tot. H+R	170,802	3,774	0,2336			
			Tot. H	132,766	2,636	0,1844			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				26,633		
34	17	140	C	27,678	1,940	0,1776	14,267	0,641	9,154
			1H	43,260	0,958	0,0912	45,156	0,210	9,519
			2H	43,390	0,692	0,0540	62,702	0,124	7,803
			3H	46,728	0,746	0,0534	62,638	0,114	7,158
			4H	52,584	0,990	0,0544	53,115	0,103	4,494
			R	30,204	1,256	0,0484	24,047	0,160	3,853
			Tot.C+H+R	243,844	6,582	0,4790			
			Tot. H+R	216,166	4,642	0,3034			
			Tot. H	185,962	3,386	0,2530			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				37,047		
34	17	140	Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,196	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						7,277

CONSÉQUENCES DE L'AMPUTATION DES COTYLÉDONS

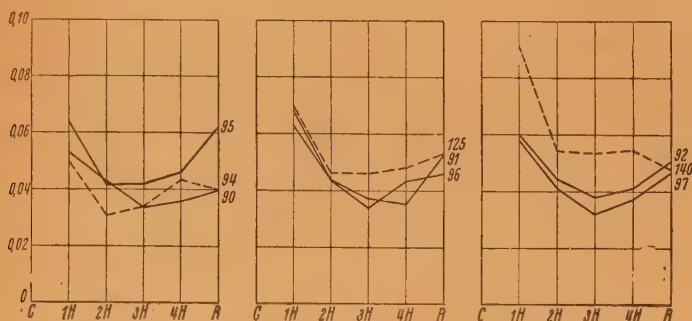
Tandis que les témoins continuent à grandir, les sujets privés de leurs cotylédons maintiennent sensiblement la taille atteinte au jour de l'amputation.

L'hypocotyle des témoins gagne progressivement en poids sec et en azote, celui des sujets amputés ne varie guère. La répartition de l'azote dans l'hypocotyle des amputés ne varie pas (pas de translocation d'azote).

Les racines des témoins n'ont pas cessé de s'enrichir en matière sèche, mais elles ont maintenu leur teneur en azote, du huitième au dix-septième jour (diagr. IX).

Chez les amputés, le taux d'azote et de matière sèche n'a plus augmenté dans les racines dès le moment de l'amputation.

Ainsi donc, si nous travaillons sur des plantules d'une variété déterminée (et non plus sur un mélange de variétés), nous pouvons mettre en évidence ce fait constant : *la teneur en azote des racines ne varie pas du huitième au dix-septième jour, que les sujets soient pourvus ou privés de cotylédons* (diagr. IX).



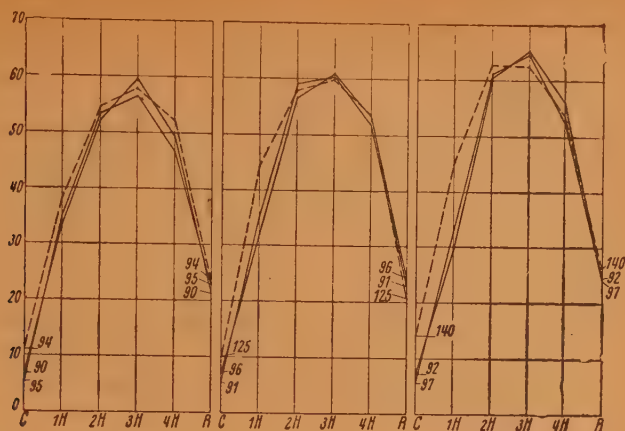
Diagr. IX. — Teneurs en azote de l'hypocotyle et des racines chez des sujets amputés des cotylédons le 8^e jour et analysés le 11^e jour (90, 95), le 14^e jour (91, 96) et le 17^e jour (92, 97). Les témoins de 11, 14 et 17 jours en traits interrompus.

On constate que les racines n'ont pas reçu d'azote, à partir du 8^e jour, chez les témoins comme chez les sujets amputés.

Le rapport $\frac{PF}{PS}$ (diagr. X) reste très exactement le même chez les sujets amputés et chez les témoins, quoique les premiers aient cessé de s'enrichir en matière sèche et en azote.

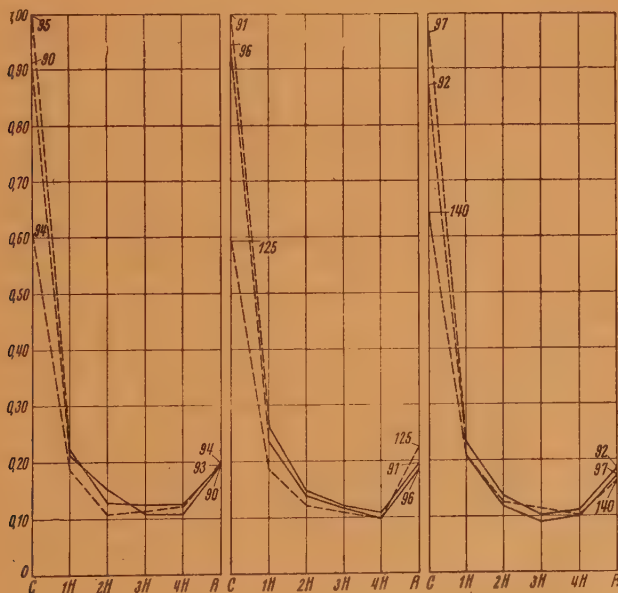
Tout au plus le rapport est-il un peu inférieur au niveau de 1H (flétri dans son extrémité) chez les sujets amputés.

Nous enregistrons ainsi cette constatation remarquable que le rapport $\frac{PF}{PS}$ semble essentiellement déterminé par le *facteur temps* : que les sujets soient



Diagr. X. — Rapport $\frac{PF}{PS}$ chez les sujets amputés des cotylédons. Les témoins de même âge en traits interrompus.

Le rapport reste le même chez les amputés et chez les témoins quoique les amputés ne reçoivent plus d'azote ni de matière sèche des cotylédons.



Diagr. XI. — Rapport $\frac{100N}{PF}$ chez les sujets amputés des cotylédons. Les témoins de même âge en traits interrompus.

Les rapports restent sensiblement les mêmes chez les amputés et chez les témoins (Amputation le huitième jour, analyses les onzième, quatorzième et dix-septième jours).

pourvus ou privés de cotylédons, le rapport est le même après le même nombre de jours de culture : il subit les mêmes variations de jour en jour, que les sujets soient indemnes ou amputés.

Bien entendu, si l'on admettait que ce sont essentiellement les sucres qui déterminent l'appel de l'eau extérieure, on comprendrait que des hypocotyles et des racines riches en sucres (sujets non amputés de cotylédons) prélèvent plus d'eau que les sujets pauvres en sucres (sujets amputés des cotylédons).

On conçoit donc que le rapport $\frac{PF}{PS}$ reste le même qu'il y ait ou non suppression de la source des sucres. Mais le problème est plus compliqué.

En effet, non seulement le rapport $\frac{PF}{PS}$ est sensiblement égal chez les sujets amputés et chez les témoins non amputés, mais le rapport $\frac{100N}{PF}$ montre la même égalité (diagr. XI).

Dans cette série de recherches, nous pouvons donc penser que les sucres, tout aussi bien que les corps azotés, fixent la proportion d'eau contenue dans les tissus.

De ces deux facteurs, sucres et corps azotés, quel est celui qui détermine l'appel et la répartition de l'eau?

Rapprochons le diagramme VIII, d'une part, des diagrammes IX et X d'autre part.

Dans le diagramme VIII, nous voyons qu'à des rapports $\frac{100N}{PF}$ égaux, correspondent des rapports $\frac{PF}{PS}$ très inégaux, et les teneurs en azote sont très différentes.

POURCENTAGE DE PS DANS H ET DANS R CHEZ LES TÉMOINS
ET CHEZ LES SUJETS AMPUTÉS DES COTYLÉDONS (Diagr. XII)

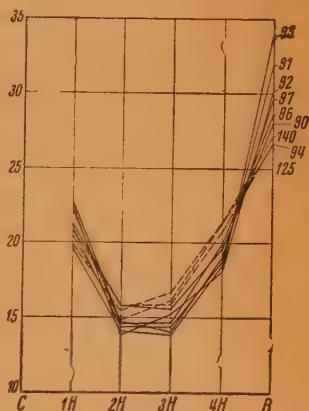
Taille	Témoins			Amputés de C					
	94	125	140	90	95	91	96	97	92
% PS									
1H	21,017	19,990	20,637	21,083	19,732	20,794	22,234	22,679	22,628
2H	15,808	15,511	14,907	15,842	14,107	14,371	14,624	14,715	13,937
3H	15,929	16,643	16,070	15,547	13,923	14,425	14,679	14,029	15,209
4H	20,714	21,357	21,327	19,552	18,441	18,726	19,913	18,881	18,071
R	26,529	26,496	27,057	27,974	33,794	31,682	28,548	29,694	30,153

Dans les diagrammes X et XI, à des rapports $\frac{100N}{PF}$ égaux, correspondent des rapports $\frac{PF}{PS}$ égaux, les teneurs en azote étant voisines et les teneurs en PS très différentes. Il semble donc bien que la répartition de l'eau dans les tissus *est dirigée essentiellement par les corps azotés* et non par les sucres, comme on le pense généralement, puisque le rapport $\frac{100N}{PF}$ est le *seul* qui se montre constant dans les différentes éventualités envisagées.

Encore une fois, cette conclusion se limite, évidemment, aux phases de germination étudiées chez *Impatiens balsamina*, et dans les conditions de culture que nous avons réalisées (obscurité, eau de la distribution).

Dans ces conditions, si le rapport $\frac{PF}{PS}$ est le même, chez les sujets amputés et chez les témoins, ce ne peut être qu'au prix d'une translocation de la matière sèche (non azotée) puisque la teneur en eau est déterminée par le facteur N qui n'a pas varié. C'est, en effet, ce que l'on constate si l'on compare la proportion de matière sèche contenue dans H et R d'une part chez les témoins

Diagr. XII. — Répartition de la matière sèche dans les différentes parties de l'hypocotyle et des racines chez les sujets amputés des cotylédons (traits pleins) et chez les témoins (traits interrompus). On voit la translocation basipète de la matière sèche contenue dans les hypocotyles après l'amputation.



d'autre part chez les sujets amputés (diagr. XII). La translocation de la matière sèche non azotée, mise en évidence par ce diagramme, se trouve donc sous la dépendance du rapport $\frac{100N}{PF}$.

Nos diagrammes révèlent encore la translocation, vers le bas de H et vers R, de la matière sèche non azotée *répandue dans H au moment de l'amputation des cotylédons*. Cette observation semble apporter au moins un début de confir-

mation à la thèse de BOUILLENNE qui admet une circulation basipète des substances radicigènes emprisonnées dans H au moment de la suppression des cotylédons (1), et pense qu'une augmentation de leur effectivité peut être en rapport avec l'arrivée progressive d'un minimum de carbohydrates (2).

En résumé, des résultats enregistrés spécialement au niveau de 4 H sur les sujets amputés des cotylédons, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

En dernière analyse, c'est la teneur fixe en azote de 4H qui déterminera :

1^o la quantité d'eau retenue par 4H ;

2^o en fonction de cette quantité d'eau, la quantité de matière sèche non azotée qui se rendra dans 4H par translocation basipète ; et par conséquent ;

3^o la stabilité relative du rapport $\frac{PF}{PS}$ (50 environ) dans la partie inférieure de l'hypocotyle.

Autrement dit, c'est la valeur de PS qui s'adapte à la valeur de PF et non l'inverse, comme on l'admet généralement.

Dans ces conditions, l'importance de la translocation de la matière sèche non azotée étant fonction de la teneur en eau exigera un certain temps qui ne variera pas selon la présence ou l'absence des cotylédons (selon la richesse en azote et en matière sèche). — Nous devons donc observer une évolution constante *dans le temps* du rapport $\frac{PF}{PS}$ dans l'hypocotyle, que les sujets soient pourvus ou privés de leurs cotylédons (diagr. X).

AMPUTATION DES RACINES

Chez des lots de plantules âgées de 5 jours, nous enlevons les racines. Les plantules sont analysées respectivement, le onzième, le douzième, le quatorzième et le dix-septième jour. Au moment de l'amputation, les plantules ont un hypocotyle de 41 mms.

Rappelons que les racines consistent en une touffe terminant l'hypocotyle, qu'elles portent le nom de racines principales et qu'elles sont toujours préformées dans l'embryon en un nombre fixe qui est de 5 ou de 7 selon les individus (3).

Le tableau XII donne les résultats obtenus dans les analyses pratiquées sur les sujets amputés des racines et sur un lot de témoins âgés de 6 jours. Les témoins de 11, 14 et 17 jours sont signalés dans les tableaux IX, X et XI.

(1) BOUILLENNE, *l. c.*, p. 49.

(2) BOUILLENNE, *l. c.*, p. 65.

(3) BOUILLENNE, *l. c.*, p. 20.

TABLEAU XII

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	PF PS	100N PF	100N PS
35	11	85	C	26,088	3,282	0,2108	7,948	0,808	6,422
			1H	28,494	0,886	0,0576	32,160	0,202	6,501
			2H	29,912	0,692	0,0448	43,225	0,149	6,473
			3H	28,638	0,748	0,0392	38,286	0,136	5,240
			4H	40,280	40,280	0,0436	38,288	0,108	4,144
	5		R	23,042	1,146	0,0672	20,106	0,291	5,852
			Tot.C+H+R	176,454	7,806	0,4632			
			Tot. H+R	150,366	4,524	0,2524			
			Tot. H	127,324	3,378	0,1852			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				22,604		
			Tot. $\frac{100N}{PS}$					0,262	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						5,933
36	12	95	C	27,146	2,840	0,2012	9,559	0,741	7,084
			1H	34,290	0,972	0,0572	35,277	0,166	5,884
			2H	37,800	0,642	0,0488	58,878	0,129	7,601
			3H	36,404	0,726	0,0402	50,143	0,110	5,537
			4H	40,600	1,006	0,0466	40,357	0,114	4,622
	5		R	26,224	1,266	0,0572	20,714	0,218	4,518
			Tot.C+H+R	202,464	7,452	0,4512			
			Tot. H+R	175,318	4,612	0,2500			
			Tot. H	149,094	3,346	0,1928			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				27,169		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,222	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,054
37	14	109	C	34,022	3,028	0,1910	11,239	0,561	6,309
			1H	46,990	1,170	0,1030	40,162	0,219	0,803
			2H	43,072	0,772	0,0585	55,792	0,135	7,577
			3H	43,792	0,845	0,0480	51,824	0,109	5,680
			4H	53,407	1,280	0,0585	41,724	0,109	4,570
	5		R	26,548	1,224	0,0672	21,689	0,253	5,490
			Tot.C+H+R	247,831	8,318	0,5262			
			Tot. H+R	213,809	5,291	0,3352			
			Tot. H	187,261	4,067	0,2680			
			Tot. $\frac{PF}{PS}$				29,794		
			Tot. $\frac{100N}{PF}$					0,212	
			Tot. $\frac{100N}{PS}$						6,326

TABLEAU XII (Suite)

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
38	17 5	92	C	30,768	2,318	0,1600	13,273	0,520	6,902
			1H	33,740	0,920	0,0644	36,673	0,190	7,000
			2H	33,112	0,668	0,0484	49,568	0,146	7,245
			3H	33,292	0,722	0,0440	46,110	0,132	6,094
			4H	39,984	1,054	0,0480	37,935	0,120	4,554
			R	24,420	1,070	0,0560	22,822	0,229	5,233
	Tot.C+H+R		195,316	6,752	0,4208				
	Tot. H+R		164,548	4,434	0,2608				
	Tot. H		140,128	3,364	0,2048				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$					28,927			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$						0,215		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$							6,232	
39	6	46	C	22,790	6,284	0,2468	3,626	1,082	3,927
			1H	13,112	0,702	0,0376	18,678	0,286	5,356
			2H	15,938	0,468	0,0256	34,055	0,160	5,470
			3H	17,930	0,442	0,0172	40,565	0,095	3,891
			4H	18,148	0,482	0,0232	37,651	0,127	4,813
			R	25,942	1,252	0,0648	20,720	0,249	5,175
	Tot.C+H+R		113,860	9,630	0,4152				
	Tot. H+R		91,070	3,346	0,1684				
	Tot. H		65,128	2,094	0,1036				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$					11,823			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$						0,364		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$							4,311	

CONSÉQUENCES DE L'AMPUTATION DES RACINES

La touffe des racines principales de la plantule étant enlevée le cinquième jour, nous n'observons, 6, 7, 9 ou 12 jours après l'amputation, aucune différence sensible, en ce qui concerne le poids sec et la teneur en azote de H dans sa totalité, entre les témoins et les sujets amputés (1).

La quantité d'eau absorbée est moins considérable à la suite de l'amputation, mais sa répartition reste sensiblement la même que chez les témoins, dans l'hypocotyle et les cotylédons.

Le rapport $\frac{100N}{PF}$ n'est pas non plus modifié sensiblement par l'amputation de R, mais il est plus élevé que chez les témoins de même âge par suite de la réduction de la prise d'eau.

Mais le rapport $\frac{PF}{PS}$ des sujets privés de racines montre une variation constante très particulière (diagr. XIII) : non seulement il est moins élevé que chez les témoins, par suite d'une moins grande absorption d'eau, mais surtout nous lui trouvons *régulièrement* une valeur maximum au niveau de 2H, alors que nous avons vu que, chez les sujets normaux, c'est au niveau de 3H que le rapport est le plus élevé.

L'accroissement de valeur du rapport $\frac{PF}{PS}$ dans 2H semble s'opérer tout d'abord aux dépens du rapport $\frac{PF}{PS}$ de 3H (85, -6 jours, 95, -7 jours) ; ensuite le rapport $\frac{PF}{PS}$ de 3H qui était inférieur à celui de 1, 2 et 4H, s'élève et devient supérieur à la moyenne entre les rapports 2H et 4H (109 mms., -9 jours, 92 mms., -12 jours).

La courbe reprend alors l'allure qu'elle présente chez les sujets normaux, mais avec un maximum déplacé de 3H à 2H.

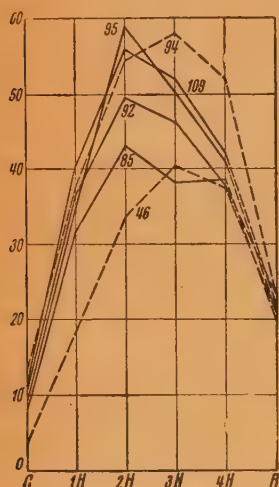
Cette modification du rapport $\frac{PF}{PS}$ est due à une augmentation de la translocation du sec venant de C et s'accumulant dans 3H et surtout dans 4H (diagr. XIV).

On peut imaginer que 3H et surtout 4H « profitent » de ce qui serait passé dans R, si R n'avait pas été amputé.

(1) Il est bon de faire remarquer que des racines en néoformation commencent à apparaître sur la base de H. Il sortait du cadre de notre travail de tenir compte de l'individualité de ces racines. Consulter à ce sujet, BOUILLENNE, l. c., p. 28 et fig. 9.

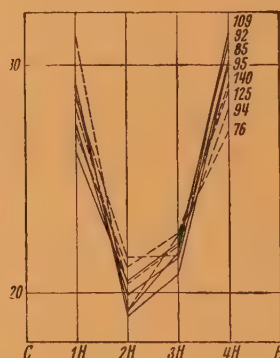
POURCENTAGE DE PS DANS L'HYPOCOTYLE CHEZ LES TÉMOINS
ET CHEZ LES SUJETS AMPUTÉS DES RACINES (Diagr. XIV)

Taille	Témoins							Amputés de R			
	46	76	81	85	94	125	140	85	95	109	92
% PS											
1H	33,524	31,250	30,534	32,118	28,606	27,196	28,292	26,228	29,049	28,768	27,348
2H	22,349	19,087	19,506	19,893	21,516	21,103	20,437	20,485	19,187	18,982	19,857
3H	21,107	22,550	23,703	22,627	21,681	22,642	22,031	22,143	21,697	20,776	21,462
4H	23,018	27,111	26,255	25,360	28,194	29,057	29,238	31,142	30,065	31,472	31,331



Diagr. XIII. — Rapport $\frac{PF}{PS}$ chez les sujets amputés des racines le cinquième jour et analysés les sixième, septième, neuvième et douzième jours après l'amputation.

On voit le maximum déplacé de 3H vers 2H, chez les amputés.



Diagr. XIV. — Répartition du poids sec dans l'hypocotyle des sujets amputés des racines. (Les témoins en traits interrompus.)

On voit la translocation de la matière sèche et son accumulation dans 4H, chez les amputés.

AMPUTATION DES COTYLÉDONS ET DES RACINES

Sur quatre lots de plantules âgées de 8 jours et mesurant 80 mms. d'hypocotyle, nous procédons à l'amputation des cotylédons. Ensuite, deux lots sont amputés des racines au onzième jour ; deux autres lots au quatorzième jour. Les hypocotyles des 4 lots sont sacrifiés le dix-septième jour (tableau XIII).

TABLEAU XIII

N ^o	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milli- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$
40	8	88	C	18,106	2,766	0,1764	6,545	0,974	6,377
	17		1H	13,110	0,746	0,0468	17,573	0,356	6,273
			2H	21,824	0,394	0,0244	55,390	0,111	6,192
			3H	27,454	0,408	0,0248	67,289	0,090	6,078
			4H	31,284	0,492	0,0312	63,585	0,099	6,341
	11		R	22,924	1,142	0,0472	20,073	0,205	4,133
	Tot.C+H+R		134,702	5,948	0,3508				
	Tot. H+R		116,596	3,182	0,1744				
	Tot. H		93,672	2,040	0,1272				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$					22,646			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$						0,260		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$							5,897	
41	8	87	C	21,782	3,756	0,2240	5,799	1,028	5,963
	17		1H	10,860	0,694	0,0508	24,293	0,301	7,319
			2H	27,498	0,432	0,0268	63,652	0,097	6,203
			3H	31,608	0,502	0,0320	62,964	0,101	6,374
			4H	32,678	0,618	0,0312	52,877	0,095	5,048
	11		R	28,205	1,222	0,0544	23,080	0,192	4,451
	Tot.C+H+R		158,630	7,224	0,4192				
	Tot. H+R		136,348	3,468	0,1952				
	Tot. H		108,644	2,246	0,1408				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$					21,958			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$						0,264		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$							5,802	

TABLEAU XIII (Suite)

N°	Jours de culture	Taille H en milli- mètres		PF en milil- grammes	PS en milli- grammes	N en milli- grammes	$\frac{PF}{PS}$	$\frac{100N}{PF}$	$\frac{100N}{PS}$	
42	8	89	C	19,724	3,126	0,1740	6,309	0,882	5,566	
	17		1H	11,016	0,816	0,0580	13,500	0,526	7,107	
			2H	22,414	0,436	0,0356	51,408	0,158	8,165	
			3H	28,992	0,404	0,0244	71,762	0,084	6,039	
			4H	34,420	0,520	0,0328	66,192	0,095	6,307	
	14		R	28,870	1,226	0,0500	23,548	0,173	4,078	
	Tot.C+H+R			145,436	6,528	0,3748				
	Tot.H+R			125,712	3,402	0,2008				
	Tot. H			96,842	2,176	0,1508				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$						22,278			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$							0,257		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$								5,741	
43	8	86	C	19,032	3,200	0,1896	5,947	0,996	5,825	
	17		1H	12,340	0,784	0,0576	15,739	0,466	7,346	
			2H	22,826	0,378	0,0284	60,386	0,124	7,523	
			3H	30,170	0,406	0,0236	74,310	0,078	5,812	
			4H	33,712	0,530	0,0292	63,607	0,086	5,509	
	14		R	27,324	1,180	0,0460	23,155	0,168	3,898	
	Tot.C+H+R			145,404	6,478	0,3744				
	Tot. H+R			126,372	3,278	0,1848				
	Tot. H			99,048	2,098	0,1388				
	Tot. $\frac{PF}{PS}$						22,445			
	Tot. $\frac{100N}{PF}$							0,257		
	Tot. $\frac{100N}{PS}$								5,794	

CONSÉQUENCES DE L'AMPUTATION DES COTYLÉDONS ET DES RACINES

Comme il était à prévoir, les sujets amputés des cotylédons au huitième jour, et des racines au quatorzième jour ou au onzième jour présentent, le dix-septième jour, un hypocotyle dont les propriétés se rapprochent de celles des témoins de 8 jours (tableau VIII, nos 24, 25, 26).

En effet, la taille des hypocotyles n'a pas varié sensiblement depuis le huitième jour qui est celui de l'amputation des cotylédons. En outre, ces hypocotyles de 17 jours présentent des valeurs en poids frais et des teneurs en azote très voisines de celles des témoins de 8 jours. Le poids sec marque un déficit chez les amputés des cotylédons et des racines.

En un mot, les hypocotyles n'ont pu recevoir que de l'eau, depuis le huitième jour, et ils ont consommé une partie de leur matière sèche. On comprend qu'ils n'aient pas sensiblement grandi.

Cependant, le rapport $\frac{100N}{PF}$ (diagr. XV) est voisin de celui des témoins de même âge (140 mms., -17 jours) en ce qui concerne 2H, 3H et 4H. Il est un peu inférieur à celui des sujets indemnes arrivés à la limite de croissance. Au niveau de 1H flétri, le rapport est anormalement élevé.

De même, le rapport $\frac{PF}{PS}$ se montre beaucoup plus voisin de celui des témoins de même âge (17 jours) que de celui des témoins de même taille qui n'avaient que 8 jours (diagr. XVI).

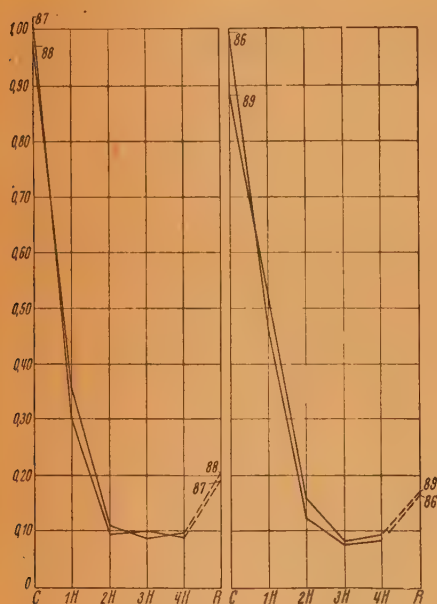
Mais une distinction s'impose entre les sujets amputés des racines le onzième ou le quatorzième jour.

Si les racines ont été enlevées le quatorzième jour, le rapport $\frac{PF}{PS}$ au dix-septième jour se montre supérieur à celui des contrôles de même âge, ou à celui des sujets de même âge amputés des cotylédons mais ayant conservé leurs racines (cf. diagr. X). Nous sommes ici en présence de valeurs anormalement élevées.

Ces hypocotyles ont donc pris plus d'eau que ne le fait prévoir leur teneur en poids sec, si l'on en juge par les valeurs maximum de $\frac{PF}{PS}$ observées dans les recherches antérieures (sujets indemnes, amputés de C, amputés de R). Cette teneur en PS a diminué, et, comme $\frac{100N}{PF}$ n'a pas sensiblement changé, il paraît bien évident que c'est la teneur en azote, et non la teneur en sec qui a déterminé la quantité d'eau.

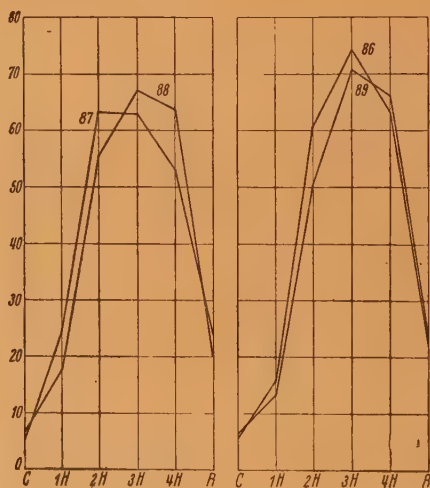
Lorsque les racines ont été enlevées le onzième jour, l'hypocotyle analysé le dix-septième jour montre une infériorité du rapport $\frac{PF}{PS}$ au niveau de 1H flétri. Mais, d'autre part, le rapport $\frac{PF}{PS}$ révèle, soit une augmentation au niveau de 3H et de 4H (88 mms.), soit un déplacement, de 3H vers 2H, du rapport le plus élevé (87 mms.), déplacement que nous avons déjà constaté chez les sujets privés de racines mais pourvus de leurs cotylédons (diagr. XIII).

En résumé, dans cette série d'expériences, nous voyons la teneur en eau en fonction du poids sec varier selon les conditions d'expérience, tandis que l'imbibition en fonction de la teneur en azote $\left(\frac{100N}{PF}\right)$ est la même chez les



Diagr. XV. — Rapport $\frac{100N}{PF}$ chez les sujets amputés des cotylédons et des racines.

On constate que le rapport se maintient sensiblement constant au niveau de 2H, 3H et 4H (cf. diagr. XI).



Diagr. XVI. — Rapport $\frac{PF}{PS}$ chez les sujets amputés des cotylédons et des racines. Le rapport est plus élevé que chez les témoins de même âge et le maximum tend à se déplacer vers 2H comme pour les sujets amputés des racines, mais encore pourvus de leurs cotylédons.

individus de même âge, et sa valeur d'augmentation coïncide chez tous ces individus, que les sujets soient indemnes, qu'ils soient amputés des cotylédons seuls, ou des racines seules, ou des cotylédons et des racines (diagr. XII et XV).

CONCLUSIONS

Les recherches que nous avons entreprises sur la répartition de l'eau, de la matière sèche et de l'azote au cours de la germination, en milieu privé de lumière et d'azote assimilable, se divisent d'elles-mêmes en deux séries d'après le matériel utilisé : dans la première, nous étions en présence d'un mélange de graines de plusieurs variétés d'*Impatiens balsamina* et les résultats obtenus pouvaient varier considérablement d'une graine ou d'une plantule à l'autre ; dans la seconde série, nous avons travaillé sur les graines d'une seule variété (double cramoisi carminé) et nous avons pu séparer des graines et des plantules assez semblables pour permettre de vérifier, d'après des témoins, l'influence de certaines interventions expérimentales sur la répartition de l'eau, de la matière sèche et de l'azote dans les plantules au cours de la germination.

Voici, en résumé, les résultats que nous avons obtenus.

SUR LES PLANTULES DE DIFFÉRENTES VARIÉTÉS

1° D'une façon générale, les graines les plus riches en azote fournissent les individus à germination la plus rapide et chez lesquels l'allongement de l'hypocotyle est le plus considérable.

Lorsque la plantule a atteint la moitié environ de la taille définitive, l'allongement hypocotylaïre consécutif porte presque exclusivement sur la portion qui représente, à ce moment, le quart ou le cinquième supérieur de l'hypocotyle (diagr. I).

2° Toutes les portions de la plantule augmentent progressivement en poids frais au cours de la germination. En ce qui concerne l'hypocotyle, sa base (4H) augmente en poids frais plus rapidement que les autres régions (1, 2, 3H). Les racines atteignent assez rapidement leur poids maximum (diagr. II). Le poids sec total de la plantule diminue progressivement au cours de la germination.

3° Il y a translocation de matière sèche des cotylédons vers les racines. En ce qui concerne l'hypocotyle, la première et la quatrième zone montrent toujours la teneur en poids sec la plus élevée (diagr. II, cf. aussi XII, XIV).

4° Il y a translocation d'azote des cotylédons dans l'hypocotyle, jusqu'à un certain stade du développement en ce qui concerne sa partie inférieure, comme nous le verrons plus loin.

5° En ce qui concerne les racines : lorsqu'on opère sur un mélange de variétés, les dosages d'azote ne permettent pas, en raison des écarts dans les

valeurs obtenues, de décider s'il y a translocation d'azote dans les racines. Mais, lorsqu'on travaille sur des individus semblables, provenant d'une seule variété, on constate, qu'à partir d'un certain moment après le début de la germination (environ un tiers de la taille maximum atteinte à l'obscurité), il n'y a pas passage d'azote dans les racines (diagr. IX).

6° Le rapport $\frac{PF}{PS}$ augmente progressivement dans les cotylédons et dans toute l'étendue de l'hypocotyle. Il marque très régulièrement un maximum au niveau du troisième quart de l'hypocotyle (3H) (diagr. V, X).

7° Dans les racines, le rapport $\frac{PF}{PS}$ arrive très tôt au voisinage de son maximum. Il ne varie plus guère lorsque les plantules ont atteint le tiers de leur développement (diagr. V).

8° Le rapport $\frac{100N}{PF}$ diminue progressivement dans toute l'étendue des plantules (diagr. VII). Il atteint un minimum à la fin de l'allongement de l'hypocotyle, dans la moitié inférieure de ce dernier (diagr. VIII). Cette moitié inférieure (3H, 4H) a cessé de s'accroître depuis plusieurs jours. Le minimum de valeur de $\frac{100N}{PF}$ est sensiblement de 0,1 dans cette portion d'hypocotyle. Ce minimum n'est observé dans les racines que si le sujet est très pauvre en azote. Généralement, à la fin de la germination, le rapport varie autour de 0,15 dans les racines.

SUR LES PLANTULES PROVENANT D'UNE SEULE VARIÉTÉ

Nous avons procédé à des interventions expérimentales dans le but de préciser le mécanisme de la répartition de l'eau, de l'azote et de la matière sèche dans les plantules, au cours de la germination.

AMPUTATION DES COTYLÉDONS

9° Elle détermine rapidement l'arrêt de l'allongement de l'hypocotyle.

10° Il n'y a pas de translocation appréciable d'azote, ni dans l'hypocotyle ni dans les racines. Après les premières phases de la germination, la teneur en azote des racines reste constante chez les amputés comme chez les témoins (diagr. IX).

L'amputation des cotylédons met encore en évidence la translocation basipète, le long de l'axe de l'hypocotyle, de la matière sèche non-azotée qui se trouvait dans l'hypocotyle au moment de l'amputation (diagr. XII).

11° Le rapport $\frac{PF}{PS}$ subit une augmentation progressive dans les jours qui suivent l'amputation. Cette augmentation se superpose très exactement à celle des témoins de même âge. Ainsi donc, l'évolution du rapport n'est pas modifiée par l'amputation des cotylédons (diagr. X), malgré l'arrêt de la translocation d'origine cotylédonaire et l'arrêt de l'allongement.

12° L'évolution du rapport $\frac{100N}{PF}$ n'est pas non plus modifiée par la suppression des cotylédons. Le minimum observé, au niveau des zones ayant cessé tout allongement, conserve sa valeur numérique (plus ou moins 0,1) chez les sujets amputés, comme chez les témoins (diagr. XI).

AMPUTATION DES RACINES

13° Elle est suivie d'un certain ralentissement de l'allongement de l'hypocotyle : la prise d'eau est diminuée.

14° Après suppression des racines, les substances qui constituent la matière sèche, ne pouvant plus émigrer dans les racines, s'accumulent dans la base de l'hypocotyle (4H), malgré la probabilité d'une légère perte de substance dans le milieu avant la cicatrisation de la blessure (diagr. XIV).

15° Le rapport $\frac{PF}{PS}$ montre son maximum déplacé vers la zone supérieure de l'hypocotyle (2H au lieu de 3H) (diagr. XIII), par suite de la translocation de la matière sèche.

16° L'amputation des racines est sans influence sur l'évolution du rapport $\frac{100N}{PF}$ qui est toutefois un peu plus élevé que chez le témoin de même âge, par suite de la diminution de la prise d'eau.

AMPUTATION DES COTYLÉDONS ET DES RACINES

17° Elle ne modifie sensiblement ni la constance, ni l'évolution du rapport $\frac{100N}{PF}$ dans l'hypocotyle, à un moment quelconque, chez les individus de même âge (diagr. XV).

18° Le rapport $\frac{PF}{PS}$ s'accroît plus considérablement que chez les témoins, dans les trois quarts inférieurs de l'hypocotyle. Le maximum tend à se déplacer vers la zone supérieure de l'hypocotyle comme chez les sujets privés de racines, mais pourvus de cotylédons (diagr. XVI).

Envisageons l'ensemble de ces résultats :

Au cours de la germination, l'hypocotyle s'allonge progressivement jusqu'à atteindre une taille maximum qui dépend de la richesse de la graine en azote.

Toutefois, l'allongement n'a pas la même importance dans toutes les portions de l'hypocotyle. En effet, lorsque l'hypocotyle atteint à peine la moitié de sa taille maximum, l'allongement se continue presque exclusivement aux dépens du quart ou du cinquième supérieur. Dans cette période de la germination où l'allongement n'intéresse plus ou presque plus la partie inférieure de l'hypocotyle, la translocation de matières sèches, non azotées, du cotylédon vers les racines ne s'interrompt pas. Mais il n'y a plus de translocation d'azote, ni dans la portion hypocotylaïre qui ne s'allonge plus, ni dans les racines.

Dans les portions hypocotylaïres qui ont cessé de s'allonger, le rapport $\frac{100N}{PF}$ présente une valeur relativement très fixe de 0,1.

Ce rapport est *stable*, quels que soient les sujets, leur taille, leur âge et même l'intervention expérimentale.

Il est indépendant de la teneur en poids sec et de la valeur $\frac{PF}{PS}$ (qui peut varier de 50 à 70).

Lorsque l'on ampute les cotylédons ou les racines à des plantules de même variété, on peut constater, par comparaison avec les témoins indemnes, que ces interventions ne modifient pas l'évolution du rapport $\frac{100N}{PF}$ au cours de la germination : les valeurs du rapport restent en tous temps superposables.

La même constance se montre pour le rapport $\frac{PF}{PS}$ chez les sujets amputés des cotylédons : il continue à évoluer exactement comme chez les témoins indemnes.

Mais le maximum du rapport $\frac{PF}{PS}$ se déplace vers la partie supérieure de l'hypocotyle lorsque les racines sont amputées.

La *stabilité* du seul rapport $\frac{100N}{PF}$ doit nous faire admettre que c'est l'imbibition de la matière protéique qui règle et limite essentiellement la répartition de l'eau dans l'économie au cours de la germination.

La matière sèche non azotée se distribue secondairement, par translocation, en fonction de l'imbibition de la matière protéique et réalise ainsi une même évolution du rapport $\frac{PF}{PS}$ au cours de la germination, que les sujets

soient indemnes ou privés, par l'amputation des cotylédons, de leur source d'azote et de matière sèche non azotée.

RÉSUMÉ

Au cours de la germination, c'est la matière protéique (et non la teneur en poids sec et sa répartition) qui détermine, par son imbibition, la rapidité et l'importance du développement ainsi que la répartition de l'eau dans les différentes portions de la plantule.

La translocation de l'azote cotylédonaire se limite rapidement à la partie supérieure de l'hypocotyle qui, seule, continue à s'allonger ; mais elle cesse pour la partie inférieure et les racines.

La translocation basipète de la matière sèche non azotée ne s'interrompt pas au cours de la germination.

L'allongement de la partie inférieure de l'hypocotyle cesse lorsque l'imbibition de la matière azotée atteint une limite stable qui correspond à 0,1 pour cent environ du poids frais.

IMPRIMERIE G. MICHIELS-BROEDERS, TONGRES.

COMPTE-RENDU DE L'HERBORISATION GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE DE BELGIQUE DANS LES FAGNES DE LA BARAQUE MICHEL (1^{er} ET 2 JUILLET 1934)

PAR le professeur RAY. BOUILLENNE.

L'herborisation générale de la Société Royale de Botanique a eu lieu dans les fagnes du haut plateau de la Baraque Michel les dimanche et lundi 1^{er} et 2 juillet 1934.

La séance extraordinaire était convoquée pour le samedi 30 juin 1934 à Liège, dans le grand auditoire de l'Institut de Botanique de l'Université, sous la présidence de M. HAUMAN, Président.

Étaient présents un certain nombre de participants aux excursions (beaucoup ont rejoint par les trains du dimanche matin), des membres du Cercle des Botanistes Liégeois et du Séminaire de Biologie végétale de l'Université de Liège.

Le Gouverneur de la Province de Liège, M. PIRARD, nous a fait le grand honneur d'assister à la réunion.

A l'ordre du jour une causerie de M. R. Bouillenne sur les associations végétales du plateau de la Baraque Michel.

Le conférencier a exposé les principaux résultats obtenus depuis une dizaine d'années par les personnes fréquentant la Station scientifique des hautes fagnes.

Cette station dépend de l'Université de Liège. Elle a été créée en 1924 et depuis n'a cessé de recevoir, pendant les trois mois d'été, de très nombreuses visites.

Ces résultats sont de trois ordres : géologique, écologique et phytosociologique.

L'itinéraire des excursions est combiné de manière à mettre en évidence les points suivants :

1) Quelles sont les conditions écologiques qui règlent la répartition des espèces sur le haut plateau ;

2) Quelles sont les modalités de leurs associations ?

Dans ce but, les membres de la Société de Botanique seront amenés le lendemain

(en autocar, départ de Verviers) à pied d'œuvre, c'est-à-dire, au Mont Rigi, avec, comme centre de ralliement, la station scientifique de l'Université de Liège.

De là, on herborisera dans les fagnes orientées sud-ouest s'inclinant vers le ruisseau du Polleur. L'après-midi du même jour sera consacrée à l'étude du « setch champ » et des tourbières de la fagne wallonne orientée au nord-est. On logera devant le nouveau barrage de la Warche, à l'hôtel du Lac à Robertville.

Le lundi aura lieu une longue excursion dans la région de la Helle et du Grand Bongard, qui se terminera dans la vallée de la Roer, par la traversée de la grande et belle forêt de hêtres du Rœrbusch.

L'autocar viendra chercher les excursionnistes à leur point d'arrivée dans la vallée de la Roer et les reconduira à la gare de Verviers.

M. BOUILLENNE explique que, selon lui, les causes de la répartition des espèces sont dues à des circonstances très spéciales qu'il a pu mettre en évidence au cours de l'année précédente.

Il s'agit surtout de l'origine et de la distribution des eaux d'alimentation des tourbières. Ces eaux, en effet, proviennent de sources de sommet apparaissant en amont des zones à tourbe ; elles maintiennent dans les tourbières d'aval une humidité constante par suite d'un continuel afflux d'eau *courante*.

Ainsi donc, les tourbières du plateau de la Baraque Michel sont d'un type particulier, distinct de la plupart des Hoch Mohr nordiques qui sont souvent formés dans des dépressions d'eau *stagnante*, alimentées par la pluie.

Nous nous trouvons en présence de tourbières de pentes entretenues régulièrement par des sources et une forte pluviosité locale (environ 1400 mm. eau annuellement).

Ces conditions dépendent de la configuration géologique de la haute Ardenne. Nous savons depuis longtemps que le terrain Révinien (bancs alternant de quartzites et de quartzophyllades) constitue le bombement qui porte le haut plateau à l'altitude de près de 700 mètres.

Au-dessus de ces roches, se trouvent étalées diverses couches de limon et d'argile dans l'ordre suivant, établi d'après les fouilles faites à l'occasion du creusement des puits à la Station scientifique et à la Baraque Michel [RENIER (1)].

1) A la surface, 3 ou 4 mètres de limon brun avec fragments plus ou moins gros de quartzites ;

2) En-dessous, une argile blanche avec conglomérats à silex plus ou moins éclatés, reste des terrains crétacés (Maestrichtien) qui ont recouvert entièrement le plateau ;

3) Sous ce dépôt d'argile blanche, une argile de teinte variable, rouge, blanche, verte ou noire selon les places, fortement mélangée de blocs de quartzites et de phyllades en voie de décomposition, permettant d'établir qu'il s'agit ici de l'altération en place des roches réviniennes sous-jacentes.

(1) RENIER, 1925. (Voir Session extraord. Soc. bel. de Géol., de Paléont. et d'Hydrol., Hayez, 1928).

Dans les conditions où se présentent ces dépôts, il est bien évident que le limon superficiel d'origine révinienne n'est pas en place puisqu'il repose sur un terrain plus récent : l'argile blanche maestrichtienne à silex.

Cette argile crétacique vient affleurer de place en place sur les pentes du plateau, là où le limon de surface n'existe pas et là où s'aperçoivent les dépôts de silex dont on a tant parlé il y a quelques années. Dans ses parties profondes, cette argile blanche et compacte est partout en contact avec l'argile de décomposition des roches réviniennes sous-jacentes.

L'argile révinienne repose sur la roche en place ; elle contient des fragments de quartzite, ce qui permet de la distinguer de l'argile crétacique, bien qu'en beaucoup d'endroits où l'argile révinienne est également blanche, la séparation de ces deux terrains soit peu évidente.

Ce qu'il faut retenir ici, c'est que ces deux argiles sont denses et imperméables.

La calotte de limon qui couvre le sommet s'interrompt et laisse affleurer l'une ou l'autre argile imperméable ou les deux à la fois.

Les sources apparaissent le long de cette limite.

Les pentes sont plus ou moins déprimées en cuvettes successives qui reçoivent l'eau des sources. Ces eaux, passant de cuvettes en cuvettes, finissent par se rassembler dans le lit des différents ruisseaux du plateau : Hoëgne, Bayehon, Roer, Helle, Gileppe, Stat. De sorte que, dans ces ruisseaux, l'on a l'eau collective des sources, augmentée de la pluie.

* * *

Au point de vue de la végétation, ce trajet de l'eau a des répercussions très nettes sur les types d'associations.

Ainsi sur le limon du « setch champ », la végétation est celle d'une lande sèche ; il n'y a jamais eu de tourbières. Nous étudierons sur place un des quelques rares endroits où la flore typique n'a pas été complètement détruite par les plantations de bois d'Épicéa.

En-dessous des lignes de sources, les cuvettes très humides sont comblées par des dépôts de tourbe dont la végétation actuelle est celle des Hoch Mohr (tourbières en mamelon).

Les particularités des eaux des sources : (pH. de 5 à 5,4), limpidité, température se modifient au cours de ce trajet. En effet, l'eau devient plus acide (pH. 4,6) et noire. — Enfin elle est collectée par les ruisseaux.

La végétation autour des sources est d'un type différent de celle qui est arrosée par les eaux noires. Le niveau de la nappe aqueuse circulant dans la tourbe a de plus une influence très considérable sur la nature des associations végétales.

En effet, la tourbe, s'étant accumulée au centre des dépressions plus activement que sur les bords, finit par dépasser le niveau de ceux-ci et produit des mamelons si considérables qu'il en est comme ceux des tourbières de Sourbrodt, qui sont marqués sur les cartes d'État-Major (7 m. au maximum semble-t-il, dans cette

région). C'est au point culminant de ces mamelons que les sondages découvrent le fond des dépressions ; de sorte qu'aux différents endroits d'un mamelon tourbeux, les plantes ne se trouvent pas dans des conditions comparables par rapport au niveau de l'eau.

L'eau donc ici, non seulement par son acidité croissante mais aussi par les distances variables séparant son niveau de la surface, joue un rôle de premier plan dans la distribution des espèces et la constitution de leurs groupements.

* * *

Les fossiles de la tourbe nous permettent de reconstituer l'histoire des végétations antérieures et peut-être d'en déduire quelques considérations sur l'évolution du climat depuis le moment de la première colonisation du sol.

L'étude de la tranche d'une tourbière en voie d'exploitation et les sondages avec prises de tourbe pour analyses que R. BOUILLENNE et ses collaborateurs ont réalisées jusqu'à présent nous donnent une idée approximative des types de végétation qui se sont succédés depuis l'origine de la tourbière.

On est frappé par l'existence de couches superposées de tourbe dont les structures différentes indiquent une succession de formations végétales sur le même mètre carré de terrain.

Ces zonations se correspondent approximativement d'une tourbière à l'autre ; les hauteurs par rapport au sol ferme auxquelles elles se présentent sont cependant variables. Aucune interposition d'argile alluvionnaire ou glaciaire n'est observable.

Les méthodes d'établissement des spectres polliniques complètent ce que l'on sait sur l'évolution des végétations en place dans les tourbières par de précieuses indications sur les végétations vivant dans les environs ou bien dans les vallées et les plaines plus ou moins éloignées.

On trouve au bas des tourbières des troncs d'arbres dont la souche est debout et les racines enfoncées dans l'argile : ce sont entre autres des *Chênes* et des *Aulnes*.

La zone supérieure est une tourbe à *Sphagnum* sans arbre, d'une épaisseur variable.

A 1 m., 1,50 m. sous la surface du sol une deuxième zone d'arbres plus ou moins serrés, avec racines plantées dans la tourbe mais dont les souches sont couchées, les troncs horizontaux. De nombreuses branches forment une couche presque ininterrompue en certains endroits. Ces arbres sont presque uniquement des *Bouleaux*.

Au-dessus de cette zone, tourbe sans arbres jusqu'à la surface.

Il y a donc eu à partir d'une végétation forestière à base de chênes, une succession d'associations végétales dans laquelle on constate très nettement une alternance entre les formations forestières et les formations ouvertes de fagne.

M. BOUILLENNE décrit un certain nombre d'associations typiques que l'on verra sur le terrain. Ensuite, il pose le problème des altérations actuelles des végétations sous l'envahissement d'une graminée *Molinia caerulea* dont l'apparition coïncide habituellement avec la dessiccation du terrain et dont l'emprise est telle qu'elle étouffe



Cliché R. Bouillenne

Fig. 1. Paysage d'ensemble de la Fagne Wallonne ; au fond, bois de *Picea Excelsa* plantés
avant-plan, végétation de *Sphagnum* et de *Calluna vulgaris* ; pas un seul arbre.



Cliché R. Bouillenne

Fig. 2. La fagne typique à *Sphagnum* ; un fossé dans la tourbe, reste d'une
ancienne exploitation

toute autre plante. Cette dessiccation de la fagne s'est manifestée depuis dix ans d'une manière extrêmement sensible. Elle doit être attribuée surtout aux drainages abondants et un peu, dans ces deux dernières années, à la sécheresse prolongée que nous avons subie en Belgique.

La présence sur de vastes espaces de *Molinia* coïncide avec une pullulation de rongeurs logeant à l'intérieur des très grosses mottes cespiteuses de cette plante.

Les rongeurs entretiennent d'autre part une population excessive d'éperviers qui font disparaître les Grouses d'Écosse (introduites autrefois et dont les chasseurs sont si friands).

Enfin *Molinia caerulea* anéantit les plantes typiques des tourbières (*Vaccinium*, *Calluna*, *Andromeda*, *Trientalis*, etc...) dont les fruits et graines servent de nourriture aux oiseaux.

La question de la mise en réserve de tout ce territoire est posée.

Après la conférence, M. le Président propose à l'assemblée de formuler le vœu suivant approuvé à l'unanimité : La Soc. Roy. de Bot. de Belg. réunie à Liège, à l'occasion de sa séance annuelle extraordinaire, après avoir entendu le rapport de M. R. BOUILLENNE sur l'évolution actuelle de la végétation des Fagnes du Plateau de la Baraque Michel ; frappée de la rapide disparition de la flore indigène à la suite de l'envahissement intempestif d'une graminée caractéristique des territoires en voie de dessèchement, émet le vœu que dans la région des Fagnes il ne soit plus pratiqué de drainage ni de plantations de Conifères. L'Assemblée tient à faire remarquer d'autre part qu'elle se réjouit sans réserve de la très saine politique de reboisement que pratiquent les services forestiers dans toutes les autres régions de la Belgique.

M. le Gouverneur a dit toute sa sympathie pour la mise en réserve des Fagnes et rappelle combien son influence et celle de ses collègues de la Députation permanente ont déjà réussi à sauver le territoire d'une exploitation industrielle de tourbe que l'on avait projetée en 1929.

PREMIÈRE JOURNÉE.

Dimanche 1^{er} juillet 1934.

Départ Liège, gare des Guillemins à 8 h. 11.

Arrivée à Verviers à 8 h. 39 où nous attend l'autocar de M. Peiffer de Jalhay qui nous débarque vers 9 h. 30 devant la station scientifique de l'Université au Mont Rigi.

Étaient présents :

Abbé Bastin, M^{lles} S. Balle, E. Bodart, G. Booberg (Suède), M. et M^{me} R. Bouillemne, M. et M^{me} F. Buxant, MM. A. Charlet, Ch. Chevalier, Delpérée, Dr Desguin, P. Duvigneaud, Frère Ferdinand, MM. W. Grévins, Prof. L. Hauman, Henin,

F. Henertz (Luxembourg), M. Homès, E. Hostie, L. Imber, Mlle S. Leclercq, MM. Prof. E. Marchal, Monoyer, A. Monoyer, Mlle B. Moulaert, MM. H. Nys, Sladden, Stas, Van Beneden, R. Van den Dries; les inspecteurs forestiers: M. Misson et Madame, M. Thonnet et ses deux fils; les brigadiers forestiers: MM. Étienne, Le Tocquard, Marquet.

M. le Professeur L. FRÉDÉRICQ, installé depuis le 15 juin, nous salue et regrette de ne pouvoir nous accompagner. M. SLADDEN, qui loge depuis quelques jours à la Station, se joint à nous.

Visite de la Station et de ses collections.

Le sentier qui mène à la fagne du Mont Rigi derrière la station laisse voir le limon brun du « setch champ ».

A l'heure actuelle, il n'est plus possible de se rendre compte de la végétation indigène qui le couvrait autrefois. En effet, c'est sur ce limon surtout que les plantations de *Picea excelsa* ont été réalisées. L'on peut approximativement délimiter le « setch champ » de part et d'autre de la ligne de sommet par la lisière des bois de *Picea excelsa*.

Ces lisières montrent encore des *Pinus montana* rampants, bien portants, que le Gouvernement allemand plantait avant la guerre en bordure des jeunes plants de *Picea excelsa* pour les protéger contre le vent et la neige.

Autour de la station, un essai de *Picea sitka* à croissance extrêmement rapide, à feuilles piquantes et glauques donnent d'excellents résultats.

On débouche dans la fagne en lisière de ces bois. Le sol penche légèrement vers la falaise lointaine qui se dresse sur l'autre rive du Rhus de Polleur.

A nos pieds se trouve une zone d'affleurement de silex visible dans le chemin et les fossés, cachée partout ailleurs par une végétation dense, serrée et courte du type des prairies sèches à *Nardus stricta*.

C'est un NARDETUM dans lequel nous trouvons des plages à *Meum athamanticum*, *Arnica montana*, *Polygonum Bistorta*, *Pedicularis sylvatica* et de nombreux *Carex*.

Si l'on s'aventure à travers cette prairie à sol ferme, en descendant la pente, on arrive à la zone des sources: les unes sont ouvertes par les forestiers ou les tourbeux, les autres non ouvertes sont discernables tout de suite par une association très bien marquée de *Narthecium ossifragum* sur tapis de *Sphagnum* avec *Oxycoccus quadriflorus* et *Viola palustris*.

Au-delà de cette ligne, le sol devient mou et humide.

Des sondages révèlent une épaisseur progressive de tourbe.

Quand la tourbe est de 1 mètre environ, la surface porte une association très typique de *Scirpus caespitosus* et de *Eriophorum vaginatum*. Une plus grande épaisseur de tourbe donne un CALLUNETUM mélangé avec de nombreux *Erica Tetralix*.

Dans les diverses tourbières de la fagne du Mont Rigi, l'exploitation a fortement



Cliché R. Bouillenne

Fig. 3. Association Mousses-Saules, à sa phase de début ; bloc de quartzite révinien (à gauche) enlisé partiellement dans l'argile du sous-sol, visible à la faveur du contre-bas caractéristique du *Polytricheto-Salicetum*. Existait en beaucoup d'endroits, ils sont d'ordinaire recouverts par d'épaisses couches de tourbe. Ici, la végétation des Mousses les envahit.



Cliché R. Bouillenne

Fig. 4. Bosquet de Bouleaux et d'Aulnes avant apparu après le grand incendie de 1911, dans les

altéré le faciès primitif. Celui-ci se verra à peu près intact dans la grande tourbière de la fagne wallonne. (Fig. 1).

Ici, presque tout le terrain a déjà été exploité une première fois et les paysans à présent entament le fond qu'ils avaient négligé autrefois.

Les associations de surface sont donc fortement modifiées par cette situation et l'on constate un envahissement abondant de *Molinia caerulea* dont les mottes très hautes rendent la marche difficile et de *Deschampsia flexuosa*.

La tranche des tourbières décapitées montrent à 0,50 m. sous la surface actuelle une zone presque ininterrompue de bouleaux fossiles.

Des tourbières exploitées plus profondément encore laissent voir, sur l'argile blanche et imperméable de la base, des souches en place d'aulnes et de chênes.

L'eau qui suinte à l'aval des tourbières vient s'accumuler en certains endroits d'où elle s'écoule dans des fossés qui ravinent la tourbe et l'argile et qui sont à l'origine du Rhus de Polleur. Ces emplacements sont discernables par une grande abondance de *Carex ampullacea*, de *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*.

Une très ancienne exploitation de tourbe faite selon la technique d'autrefois (simple trou, malheureusement vite rempli d'eau) montre une reconstitution rapide de la tourbe : abondance de *Sphagnum* avec *Oxycoccus quadripetalus*, *Andromeda polifolia*, *Eriophorum* (deux espèces). (Fig. 2).

Une association POLYTRICHETO-SALICETUM décrite par M. et M^{me} BOUILLENNE apparaît en plages nettement délimitées de la fagne environnante par un seuil en contre-bas et des contours ondulés. Cette association est établie sur une plus ou moins grande épaisseur de cendres. Ces cendres proviennent des incendies de tourbe qui ont sévi en 1911. (Fig. 3).

A présent, *Salix cinerea* qui est arbustif, meurt. Au centre des petits massifs qu'il crée, des germinations d'arbres à longévité plus grande *Betula alba*, *Populus tremula*, *Alnus glutinosa*, *Pyrus aucuparia*, *Rhamnus frangula* dépassent nettement ces massifs. (Fig. 4).

Le tapis de *Polytrichum* (*P. commune* surtout) est envahi par *Agrostis alba*, *A. canina*, *Deschampsia flexuosa*, *Juncus squarrosus*, quelques *Vaccinium* *Vitis* *Idaea*, *V. uliginosum*.

La remontée de la fagne vers le « setch champ » nous amène à la lisière du bois. Le reste de l'herborisation du matin se fait dans un NARDETUM fauché chaque année par les habitants de l'auberge du Mont Rigi, en bordure de fossés dont les uns, très humides, montrent *Juncus supinus* polymorphe et les autres, à sec complètement, sont couverts des trois *Vaccinium* (*uliginosum*, *Myrtillus*, *Vitis* *Idaea*).

Toute cette partie de l'excursion s'est passée dans un brouillard dense avec quelques éclaircies.

On a pu se faire une idée des impressions d'isolement et de sauvage mélancolie qui caractérisent ce pays.

Nous rejoignons la grand'route et nous descendons vers Malmédy jusqu'au kilomètre 11 à peu près. Nous entrons à gauche dans la fagne et tout de suite nous

nous trouvons en présence d'un POLYTRICHETO-SALICETUM particulièrement dense et prospère. Ici les arbres postérieurs à *Salix cinerea* sont nombreux et atteignent une moyenne de 3 mètres de haut. C'est une petite forêt claire qui apparaît, dans des territoires qui, il y a quelques années, ne comportaient aucun arbre.

On remonte le flanc sud du point culminant de Botrange et, longeant des fossés nouvellement creusés dans l'argile du sommet, en vue de plantations de *Picea excelsa*, nous constatons un jeune plant très largement étalé de *Empetrum nigrum* et quelques pieds de *Pirola rotundifolia*.

Le soleil se dégage et nous pouvons jouir du haut de la tour de Botrange, inaugurée en 1933, d'un paysage de toute beauté. Cette tour construite en maçonnerie par la commune de Sourbrodt au point culminant de Botrange (693 m.) est une réussite architecturale. Le tenancier d'un café en annexe en organise la surveillance et l'exploitation.

Il est 1 heure, on rejoint l'auberge du Mont Rigi par la route ensoleillée bordée de très beaux *Pyrus Aria*. On passe à travers un bois d'Épicéas de 60 à 70 ans en lisière duquel *Pinus montana* doit être admiré.

L'herborisation de l'après-midi est consacrée intégralement à la Fagne wallonne. On s'engage dans celle-ci par le chemin de Drello que l'on abandonne rapidement à droite pour s'avancer en pleine fagne (direction du bois d'Aulnes). On recoupe ainsi un peu en aval des sources de Botrange les traînées de *Narthecium ossifragum* qui indiquent le passage de l'eau froide à pH. 5,4 entrant dans les dépressions des tourbières.

Ces dépressions se succèdent sur la pente qui descend vers la vallée de la Roer : Les sondages marquent très bien qu'à un maximum de hauteur de tourbe au-dessus des bords des dépressions correspond un maximum de profondeur de chaque cuvette. Au début de cet itinéraire, la végétation superficielle est surtout constituée de touffes assez âgées de *Molinia caerulea*. Ces graminées rendent la marche bien difficile. Elles se sont implantées en groupements serrés, effaçant tout autre végétation sur la surface drainée d'une ancienne exploitation de tourbe. Dans ces conditions, à cause des nombreux fossés de drainage et de la diminution de la quantité de tourbe, cette portion de fagne ne montre plus aucune plante intéressante : c'est un MOLINIETUM impraticable, colonisé par de nombreux rongeurs qui s'enfuient à chaque pas et se réfugient dans des couloirs creusés à même les mottes de *Molinia*.

En approchant du bois d'Aulnes, en lisière de celui-ci, s'étale un tapis végétal sur sol très mouillé d'une nature particulière. C'est un JUNCETUM SYLVATICAE très dense. Ces joncs sont par places, couchés sous le poids de biches et de cerfs qui y ont récemment passé la nuit. Il est assez curieux de noter que ces animaux manifestent une prédilection constante pour les JUNCETUM mouillés. Nous trouvons dans le JUNCETUM : *Crepis paludosa*, *Angelica sylvestris*, *Epilobium palustre*, *Polystichum spinulosum*, *Comarum palustre*. Nous pénétrons dans le bois d'Aulnes ; les arbres sont petits, distants les uns des autres, au tronc couvert de lichens, à base pourrissante ; beaucoup de bois mort ; en épiphytisme, de petits exemplaires de

Polypodium vulgare. Des arbres ont croulé et couchés dans la tourbe envahissante, manifestent nettement les symptômes de la disparition de l'ALNETUM.

Nous assistons très impressionnés aux différentes phases de la dégradation du bois. A quelque distance de sa lisière actuelle, nous voyons des troncs décapités encore debout en pleine fagne, indiquant la régression de l'association forestière devant les associations ouvertes du marécage fangeux. (Fig. 5).

Dans le bois, quelques très belles graminées *Arundinacea epigeios* et des plaques de *Holcus mollis*.

Nous nous reposons quelques temps ; une discussion s'engage sur le problème actuel de la disparition d'un bois. Celui-ci existe depuis longtemps puisqu'il est déjà indiqué en 1760 sur la carte du comte Ferraris, faite sous le gouvernement de Marie-Thérèse.

Non loin du bois d'Aulnes, un bois d'Epicea est aujourd'hui désigné sous le nom de Grand Oneux, ce qui indique nettement un ALNETUM ancien, de grande surface. On discute en outre la détermination de l'Ombellifère *Angelica sylvestris* et de la graminée *Holcus mollis*, à l'occasion de laquelle la sagacité de nos plus fins systématiciens trouve à s'employer.

Nous entreprenons ensuite de passer le courant d'eau sortant des tourbières multiples et convergeant à travers un marécage à *Juncus conglomeratus* et *Juncus sylvaticus*, si serrés que l'eau ne se voit guère. Il s'agit de l'eau de la Rœr dont le lit ne se marque que plus bas en aval.

Sur l'autre rive, c'est la très grande tourbière intacte de la fagne wallonne. La végétation superficielle y est typique de celle des Hoch Mohr : *Sphagnum* s'y présente en coussins très denses à travers lesquels passent les tiges de *Calluna vulgaris*, *Erica Tetralix*, *Andromeda polifolia* et sur lesquels rampe *Oxycoccus quadripetalus*.

On peut voir également des coussins de *Cetraria* sp. La surface de la tourbière au flanc du mamelon qu'elle constitue, montre les traces d'un ravinement par eau de pluie. La tourbe y est dénudée, un peu verdie par des plaques d'Algues filamenteuses *Mougeotia*, *Hyalotheca*. De petites fosses creusées par le ruissellement de la tourbe elle-même contiennent encore de l'eau.

Narthecium ossifragum assez abondant et *Rhynchospora alba* colonisent les bords de ces fossés en même temps que *Sphagnum*.

Notons en passant que *Calluna* est la plante la plus commune de cette tourbière. Il convient de désigner celle-ci au point de vue phytosociologique CALLUNETUM et cependant l'on pourrait hésiter ; car, il n'est pas un mètre carré qui ne porte de touffes de *Calluna* mort. Cette constatation se vérifie partout dans les tourbières de la Baraque Michel. Aucune explication n'a pu encore en être donnée. Il semble pourtant qu'il faille attribuer ce fait à la sécheresse de ces deux dernières années qui aurait augmenté, jusqu'à la dose mortelle pour *Calluna*, la dessiccation progressive de tout le plateau.

On retrouve le chemin de Drello heureux de toucher un peu de sol ferme ; on longe le bois d'Epicea de Drello qui est planté sur un « setch champ » secondaire et l'on rejoint le Mont Rigi vers 6 heures.

Nous regrettons le départ de nos confrères MM. Chevalier, Henin, Marchal, Monoyer (fils), et Van Beneden, qui ne peuvent nous accompagner dans la seconde journée d'herborisation.

Un autocar vient nous prendre à la station universitaire à 7 heures et nous conduit par la route de Sourbrodt jusqu'à l'hôtel du Lac à Robertville où l'on soupe et loge. Le soir Madame Bouillenne, MM. Hauman, Sladden et Bouillenne retournent loger à la station de l'Université de Liège.

Voici la liste des espèces de *Sphagnum* que nous avons rencontrées. Ces espèces ont été déterminées à la Station du Mont Rigi par M. F. FOUARGE, Professeur à l'Athénée Royal de Liège. Les noms sont proposés d'après WARNSTOFF. : *Sphagnum fimbriatum* ; *Sph. Reres* (léger doute) ; *Sph. recurvum* ; *Sph. cuspidatum*, *Sph. rufescens* ; *Sph. imbricatum* ; *Sph. cymbifolium* ; *Sph. papillosum* ; *Sph. medium* ; *Sph. compactum*.

LUNDI 2 JUILLET 1934.

Seconde journée.

L'herborisation de ce jour est consacrée à la visite des groupements forestiers spontanés du plateau de la Baraque Michel.

Les itinéraires sont combinés de manière à pouvoir examiner la forêt de Chênes du Getzbusch, les tourbières à Bouleaux du Grand Bongard et du Schwarzbach, la belle forêt de Hêtres du Rœrbusch. A 9 heures, un autocar conduit les excursionnistes de l'hôtel du Lac à la Station scientifique du Mont Rigi.

Plusieurs personnes y sont déjà arrivées par l'autobus de Verviers : MM. Delpérée, Imler ; par leur auto personnelle : M. l'Abbé Bastin, MM. Misson et Thonnet. Le temps est splendide.

Départ à 9 h. 1/2 par la Fontaine Périgny et les grandes fouilles de la Via mansuerisca réalisées depuis deux ans par M. l'Abbé Bastin.

M. l'Abbé BASTIN veut bien nous expliquer les résultats de ses fouilles très intéressantes et nous montre les madriers de Chêne et de Hêtre fichés dans la tourbe sur lesquels reposent des troncs d'Aulnes, de Bouleaux, d'après une technique qu'il a réussi à mettre en lumière.

Sur ce sous-bassement est organisé un coffrage de blocs énormes en quartzite révinien (pierres de fagne) grossièrement taillés. Au-dessus de ce coffrage, de l'argile avec fragments de pierre forme un macadam. Celui-ci était recouvert par la tourbe dont on l'a dégagé. L'existence de cette route romaine abandonnée dont le souvenir même s'est perdu au cours du moyen-âge nous impressionne parmi l'immense solidité des fagnes de Broche-pierre

Voici ce que M. l'abbé BASTIN nous dit :

« Le nom de *Via Mansuerisca*, appliqué à une voie antique qui coupait la Fagne du



Cliché R. Bouillenne

Fig. 5. Dans la Fagne Wallonne, la lisière d'un petit bois de vieux Aulnes. Quelques arbres mourant; d'autres sont couchés sur la fagne à *Sphagnum* dont les associations végétales ramènent le marécage, envahissent et détruisent le bois.



Cliché R. Bouillenne.

Fig. 6. Forêt de Chênes du Catzbusch. On voit l'abondance du sous-bois en diverses plantes

Nord au Sud, se trouve dans une charte de 670 relative aux monastères de Stavelot et de Malmédy fondés vingt ans auparavant. Cette voie reliait à travers les Hautes Fagnes les réseaux routiers romains du sud et du nord, dont les centres respectifs étaient Trèves et Maestricht. Les points terminus de la *Via* étaient Bullange, d'un côté, et Baelen, de l'autre.

La Mansuerisca se perdit à la fin du moyen âge dans la traversée du Haut Plateau, mais elle fut retrouvée en 1768 sous une couche plus ou moins épaisse de tourbe par des agents de Marie-Thérèse, chargés d'établir un chemin de communication direct entre les duchés de Limbourg et de Luxembourg, qui se touchaient au sommet de la Fagne. Ils constatèrent qu'elle était solidement pavée depuis le Hestreux jusqu'à la Fagne Rasquin, les *Wés* actuels, c'est-à-dire sur un parcours de près de sept kilomètres. Le plan de restauration qu'ils soumièrent au gouvernement de Bruxelles, fut abandonné à la suite des événements politiques du dernier quart du siècle.

La voie retomba petit à petit dans l'oubli. Toutefois, la partie qui s'étend entre Drossart et Hestreux servit d'assiette à la chaussée construite après 1850 entre Malmédy et Eupen, mais le pavé qui traverse les Hautes Fagnes proprement dites, s'enlisa de plus en plus.

C'est ce tronçon, long de quatre kilomètres, qui a été repéré au pic de fer en 1932. Les fouilles de l'an dernier tendaient à établir la structure particulière d'une route bâtie sur marécages ; elles seront reprises bientôt et ne s'achèveront probablement que l'an prochain, mais déjà les résultats sont instructifs.

Le corps de la *Via* se compose d'une double assise de bois et de pierres. La charpente ligneuse, qui sert d'infrastructure, comprend trois étages. A la base, sous les deux bas côtés de la route, se voient de puissants madriers qui supportent toute la construction. Leurs extrémités intérieures portent des longerons courant dans le sens des rails de chemin de fer. Ces pièces longitudinales servent d'assise à un tablier de rondins posés conjointement et embrassant toute la largeur de la voie, soit environ six mètres. C'est sur ce radier de fondation que reposent les gros moellons de l'empierrement. Ces blocs formant hérisson sont revêtus d'une couche de cailloutis, qui corrigent leurs irrégularités. Le gravier de surface a disparu presque partout sous le ruissellement des eaux ou par infiltration dans les interstices des couches inférieures.

Les madriers de base sont posés à environ quatre mètres l'un de l'autre et débordent des deux côtés de l'encaissement. Ils sont fixés dans la tourbe à leur bout extérieur par une couple de chevilles en bois, qui se prolongent vers le haut, au-dessus de la voie, de façon à jalonner celle-ci et la rendre reconnaissable en temps de neige et de brouillard.

Quatre essences forestières ont été reconnues jusque maintenant dans le bâti de la route : Chêne, Hêtre, Bouleau et Aulne. Leur identification s'est faite à l'Institut Agronomique de Gembloux, sous le contrôle de M. MARCHAL. Ces essences proviennent toutes du Haut Plateau, où elles existent encore ou sont conservées dans les lieux dits : Chêneux, Hestreux, Herbofaye, Cléfaye, Oneux, Waronneux, Biolètes, etc. Peut-être y trouvera-t-on un jour du frêne, car cette essence, aujourd'hui disparue de la Fagne, y a laissé son nom aux lieux dits *Fraineux* et *Fraineuse*. Il n'y a guère d'espoir d'y rencontrer du résineux : l'épicéa a été introduit dans ce pays dans le premier quart du XIX^e siècle ; quant au pin sylvestre, son apparition date des environs de 1775 ; la pineraie du Noir Flohay a été créée par semis en 1852.

Les pierres et la pierraille qui entrent dans la composition de la superstructure de l'antique voie, ont été également prises sur le terrain. L'endroit où nous nous trouvons s'appelle Broche-pierre ; il porte encore suffisamment de blocs de quartzite pour créer

une seconde Via. Et voici un gisement de pierraille qui porte encore les traces d'une exploitation dans les temps anciens ».

Notre itinéraire traverse le Noir Flohay. C'est une plantation de *Pinus sylvestris* datant de 1852. *Pinus sylvestris* ne résiste point au climat : poids de la neige, violence des vents. Les troncs sont brisés, coudés, les rameaux affaiblis se redressent plus ou moins. Ils sont visiblement la proie d'un certain nombre d'insectes colonisant leurs bourgeons. Le paysage de ces Pins écrasés et malades est fort curieux. La plantation est établie sur un « setch champ » secondaire et le sol de limon porte un sous-bois très riche en *Vaccinium Myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. Vitis Idaea*.

Le bois de Chênes du Getzbusch est spontanément établi et depuis très longtemps sur le prolongement de ce « setch champ » vers la dépression de la vallée de la Helle.

Les chênes sont un taillis repoussant sur troncs très larges, coupés à une époque indéterminée. Le sous-bois est riche en *Vaccinium* et en *Pteridium aquilinum*. Sur les pentes, la tourbe existe.

La végétation herbacée de ces tourbières fortement drainées est presque exclusivement *Molinia caerulea*. Mais, de place en place, il y a des Bouleaux. (Fig. 7).

Le premier paysage de tourbières à Bouleaux que nous rencontrons est altéré par des incendies. Il prend toute son ampleur magnifique dans la vallée même de la Helle, autour du Grand Bongard. Pic-nique, vers 1 heure, au bord de l'eau, à l'ombre.

Nous remontons à travers une forêt de Chênes, les flancs abrupts de la rive droite de la Helle. Nous débouchons dans les fagnes à *Empetrum* au sud du Pannensterzkopf.

Nous n'avons point trouvé d'*Empetrum* dans la partie de fagne que nous avons traversée, car cette partie est extrêmement altérée par le drainage. La marche à travers les grosses touffes de *Molinia* nous a obligés à abandonner cette recherche et à suivre en file indienne un fossé de drainage à sec, jusqu'au point culminant où une halte fut jugée nécessaire. Cependant M. et R. BOUILLENNE ont découvert et décrit dans la partie haute de cette même Fagne une association où *Empetrum* est abondant. Il ne reste plus qu'à descendre par un sentier facile à travers la fagne boisée de bouleaux d'un affluent du Schwarzbach. Cette fagne était vraiment jolie dans la clarté de cette fin d'après-midi et rappelle des paysages de savanes exotiques que quelques-uns d'entre nous ont eu le grand bonheur de parcourir.

Il faut remarquer que depuis le matin, nous n'avons, sur notre parcours, rencontré aucune clôture, aucune personne, aucune maison et que tous les paysages, même aux horizons lointains, ne nous ont laissé apercevoir aucun toit.

Le Schwarzbach traversé, nous entrons sous les voûtes de la grande forêt de Hêtres du Roerbusch. Les Hêtres sont en somme assez petits, contournés ; les branches partent assez bas. Les écorces couvertes de lichens dont *Usnea barbata* de grande dimension montrent que la forêt est depuis longtemps stabilisée et intacte. Un grand pic noir s'enfuit à notre passage. (Fig. 8).



Cliché R. Bouillenne.

Fig. 7. Forêt de Bouleaux établie sur un substratum humide et marécageux. (Fagnes de la Hell.



Cliché Bouillenne.

Fig. 8. Forêt de Hêtres du Roerbusch ; type de forêt remarquablement intéressante, parce qu'elle est laissée dans un état presque naturel : avant-plan, arbre tombé dont la souche pourrit sur place. Très peu de plantes de sous-bois.

Des troncs morts gisent par terre, couverts de mousse. La base des souches est encore debout, pourrissante, couverte d'épiphytes (*Polypodium vulgare*, *Oxalis acetosella*). Cette forêt n'est jardinée que légèrement et depuis peu ; elle donne une impression de grande sauvagerie.

Nous arrivons vers 6 heures dans une petite fagne taillée à l'emporte-pièce parmi le FAGETUM.

La limite entre la fagne et celui-ci est nettement marquée par la ligne de séparation entre tourbe et terre ferme.

Des fossés de drainage recueillent les eaux qui suintent de la tourbière.

Nous y découvrons *Potamogeton polygonifolius*. Nous débouchons dans la vallée de la Roer que l'on traverse sur un petit pont de bois.

Les quelques prairies environnantes se révèlent très riches en plantes d'un tout autre type : *Labiacées*, *Lythrum Salicaria*. — Au bord de l'eau : *Baldingera arundinacea*.

M. IMLER qui nous a intéressé aux espèces de champignons rencontrés au cours de cette belle journée a bien voulu accepter de rédiger la note très intéressante ci-jointe.

La première ferme au bord de la route est découverte riche en bière et les plus sages, assoiffés, ont fait de solides libations jusqu'au moment de l'arrivée de l'auto-car qui nous a ramenés jusqu'à Verviers en passant par le Mont Rigi pour reprendre les bagages.

CONTRIBUTION A LA PHYTOGÉOGRAPHIE DES HAUTES FAGNES EN BELGIQUE

par RAY. et M. BOUILLENNE

1. — LE PROBLÈME DE L'EAU DANS LA CONSTITUTION DES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES DANS LES FAGNES.

Les conditions spéciales d'alimentation en eau des tourbières du plateau de la Baraque Michel que nous avons recherchées en été 1933 (1) nous ont amenés, dans le cours de l'année 1934, à porter notre attention sur le rôle de l'eau dans la distribution des associations végétales.

En effet, nous avons établi que ces tourbières sont d'un type particulier, distinct de la plupart des Hoch-Moor nordiques souvent formés dans des dépressions d'eau stagnante, mal drainées et alimentées par la pluie. A la Baraque Michel, nous nous trouvons en présence de *tourbières de pente alimentées régulièrement par des sources qui sont situées au sommet du plateau et dont l'eau abondante même en période de sécheresse circule à travers la tourbe* (2).

La circulation de l'eau des sources à travers les tourbières a pu être décelée au cours de l'été 1934 par suite de circonstances climatiques exceptionnelles. Le régime des pluies abondantes (entre 1200 et 1400 mm. d'eau (3) annuellement) qui s'abat-tent d'ordinaire sur cette région a subi une interruption très marquée. La grande sécheresse des deux dernières années 1933-34 a déshydraté la surface des tourbes et soulevé la terrible menace d'incendies que l'on n'a pu éviter que grâce à la vigilance des services forestiers

Malgré cette sécheresse, le fond des tourbières est resté étonnamment humide.

(1) R. BOUILLENNE. *Les Eaux des tourbières de la Baraque Michel*. (An. Soc. Géol. Belg., 57, n° 5, 1934).

(2) La fagne a subi en 1934 une sécheresse plus grande qu'en 1911.

(3) LÉON FRÉDÉRICQ. *Bul. Ac. Roy. Sc. Belg.*, 1904 et S. VAN HOVE. *Mém. Ac. Roy. Sc. Belg.*, 1902.

Les eaux noires qui d'ordinaire suintent de la base des territoires tourbeux n'ont pas tari. Le débit, il est vrai, fut nettement inférieur à ce qu'il était précédemment : d'une part, il n'est tombé qu'une quantité infime de pluie pendant l'été 1934 et d'autre part, de nombreuses sources ont cessé de couler.

Cependant, les rivières comme la Hoëgne, la Stat, la Hell, la Rœr n'ont manqué d'eau à aucun moment ; seuls des ruisseaux comme la Sawe et la Soor ont été à sec dès le début de l'année. (1)

Les suintements d'eau que nous avons constatés à des places bien précises et qui ont continué à s'y manifester pendant de longues semaines de sécheresse ne pouvaient donc pas être attribués à la pluie. Nous avons pu de la sorte préciser que, en dehors des eaux météoriques, l'eau se présente sur le plateau sous trois aspects.

Nous étudierons successivement les eaux de sources, les eaux de tourbières, les eaux de ruisseaux.

I. — Les eaux de sources.

Les sources ont été repérées une à une. Comme nous l'avons publié, elles sont très nombreuses, environ 200 (2) ; elles ne constituent pas un suintement ininterrompu ; elles sont nettement individualisées ; elles affleurent en plusieurs points et sont disposées en séries linéaires plus ou moins parallèles à certaines courbes de niveau.

La principale ligne environne la crête culminante orientée NW-SE, sur laquelle a été établie la route de Jalhay à Sourbrodt. Les sources se trouvent de part et d'autre de la route entre 650 et 680 mètres d'altitude. Elles délimitent en amont un territoire dépourvu de suintements d'eau qui est appelé dans ce pays wallon « Setch-champ », le champ sec et qui n'a jamais porté de tourbières.

Il existe des lignes de sources à des altitudes inférieures autour de sommets secondaires comme par exemple : la Croix Mockell et Broche Pierre, Drello, Oneux, Ghaster, les Trois Hêtres, Beaulou, ou bien, dans des conditions très particulières, sur les pentes de la grande fagne de Jalhay en aval des Troux Brouly, à l'altitude de 580 mètres environ.

En amont de ces sources, qu'il s'agisse de la ligne principale ou des points secon-

(1) Nous pensons que la Sawe n'est pas un élément naturel de l'hydrographie du pays ; elle est un fossé artificiel établi anciennement à une époque indéterminée. Elle fait partie d'un ensemble de travaux de remblais parmi lesquels figurent des remparts circulaires ayant contenu de l'eau.

Quant à la Soor que nous avons trouvée plusieurs fois à sec cet été à l'endroit où elle traverse le grand coupe-feu entre le baraquement Durhet et le Rond-Buisson, elle provient des hautes fagnes appartenant aux Domaines de l'État belge. Celles-ci ont été drainées complètement déjà avant guerre par un large système de coupe-feux et de fossés en vue de plantations d'Épicea (qui d'ailleurs ont brûlé) ; elles sont en voie de dessiccation complète.

(2) R. BOUILLENNE, *loc. cit.* en (1) p. 50.

daïres, le sol est limoneux, brun et laisse voir le pointement de nombreux blocs de quartzites révinien de grandes dimensions : fagne wallonne devant Botrange, la fagne de Jalhay vers la limite entre les communes de Sart et de Jalhay.

Géologiquement le « setch-champ » comporte plusieurs couches superposées :

En surface, un limon brun d'origine révinienne contenant des blocs de quartzite.

Cette argile et ces blocs ne sont généralement pas en place. Cependant, en quelques endroits, j'ai pu me rendre compte que la roche révinienne sous-jacente vient affleurer à la surface et que certains blocs révinien particulièrement gros font partie des bancs de quartzites eux-mêmes.

Ce fait est incontestable en plusieurs endroits :

A Botrange au lieu dit « Croix Verners », où les travaux de construction de la tour de Botrange en 1933, nécessitant la relierche et l'exploitation des pierres de fagne pour les fondations ont mis à nu la roche en place ;

A la falaise du Rus de Polleur en-dessous de Beaulou ;

Dans la fagne wallonne devant Botrange où les blocs sont dressés et de fort grandes dimensions ;

Dans la fagne de Jalhay en aval des Trous Brouly, sur le flanc sud où une crête se marque assez nettement ;

Dans la fagne de Broche Pierre où se marque de la même manière une rupture de pente vers le N. E.

D'ailleurs, ces ruptures de pentes se produisent sur le pourtour du plateau et raccordent le mamelon de la crête — Baraque-Michel — Botrange — à la vieille surface de l'Ardenne.

A 3 ou 4 mètres, une argile blanche d'origine crétacique ; avec conglomérat à silex plus ou moins éclaté ;

A 6-7 mètres, un ensemble de phyllades décomposés et de quartzites révinien morcelés qui reposent probablement partout sur la roche en place.

Une nappe phréatique de sommet est emprisonnée dans ces roches diverses. On l'atteint en plusieurs endroits et chaque fois à peu de profondeur : dans les puits de la station scientifique de l'Université de Liège, de l'auberge de la Baraque Michel, de celle du Mont Rigi, de la tour de Botrange. Elle affleure en outre dans une large excavation se trouvant dans les bois à quelques dizaines de mètres au sud de la route de la Baraque au Mont Rigi, près du kilomètre 13,5 à la côte 680. Ce trou a été creusé autrefois afin d'obtenir sur place les pierres nécessaires à l'établissement de la route actuelle.

Le niveau de cette nappe est variable et évolue en fonction de la pluviosité locale. D'une part, à un même moment et à une même altitude, la nappe se rencontre à une même profondeur, soit dans un trou creusé à titre d'expérience, soit dans les puits de la station scientifique et de l'auberge voisine du Mont Rigi. D'autre part, le niveau général se modifie au cours de l'année selon la saison. Si, en période plus pluvieuse, il se trouve d'ordinaire à 3 m. sous la surface, comme dans le puits de la



Sources tarées

intactes
ouvertes

Sources encore actives
en septembre 1934

intactes
ouvertes
ouvertes et approfondies

0 50 100 200 300 400 500m

D.M.J.Z.

Station, pendant l'été, il descend plus ou moins indépendamment du degré d'utilisation de l'eau. Ainsi en août 1934, la baisse de l'eau y était considérable : 5 m. sous la surface ; en septembre de la même année, il a fallu approfondir le puits jusqu'à 7 mètres. Le puits de la Baraque Michel avait cessé de donner de l'eau à ce moment.

Au début d'octobre, la sécheresse se prolongeant, le puits du Mont Rigi (6 m. 50) s'est trouvé dans les mêmes conditions, tandis que celui de la Station à 7 m. donnait encore.

Dans le courant d'octobre 1934, les pluies sont revenues et nous avons constaté la montée de l'eau à l'intérieur des puits en moins d'une semaine.

On peut également se rendre compte de la variabilité du niveau de la nappe phréatique par l'observation du débit des sources des fagnes du Mont Rigi et de Herbofays.

Au cours de ce dernier été, un certain nombre de sources furent trouvées à sec, entre autres la Fontaine Périgny dont on ne se souvient pas qu'elle ait jamais tari.

En septembre, nous avons porté sur la carte d'État-Major pour un district que nous connaissons particulièrement bien : celui qui s'étend derrière la station scientifique dans la fagne du Mont Rigi, les sources taries et les sources non taries.

Nous avons, dans l'exposé actuel de nos résultats, tenu compte des courbes de niveau de la carte d'État-Major. Il conviendra cependant de faire des relevés altimétriques des niveaux de sources au cours de l'année prochaine afin d'en vérifier l'exactitude.

Le croquis ci-dessus indique non seulement la localisation exacte des sources, sur les pentes mais aussi l'état dans lequel elles se trouvent.

En effet, les unes sont intactes, encombrées de végétation, les autres sont ouvertes, et parmi elles il en est qui ont été approfondies. Ces différentes particularités jouent un rôle dans l'interprétation du fait que telle source tarit et telle autre pas.

On constate que les sources qui se sont desséchées sont situées sur les courbes de niveau les plus élevées, sauf quatre d'entre elles qui donnent encore de l'eau ; mais, celles-ci ont été approfondies considérablement. *Ce fait démontre bien la diminution de la nappe aquifère du « setch champ » au cours des deux dernières années de sécheresse.* Il est une précieuse indication en faveur de l'hypothèse de l'alimentation de cette nappe par les pluies locales.

On a en effet posé le problème de l'alimentation des sources du plateau par des nappes profondes ayant une origine éloignée. Cependant, les observations sur le débit de la Høegne et de la Røer réalisées cet été (1934) nous ont donné des chiffres qui sont du même ordre de grandeur que ceux calculés sur les données pluviométriques.

La quantité de pluie tombée par année normale sur la surface du « setch champ », délimitée par la ligne principale des sources, peut être aisément fixée. Le « setch-champ » présente une surface approximative de 4 km. de long et de 500 m. de large. A raison de 1.400 mm. d'eau qui est la pluviosité moyenne du sommet du plateau de la Baraque

Michel, ce territoire de 200 ha. peut recevoir annuellement 2.800.000 m³ d'eau. Il perdra progressivement cette eau par évaporation et par les sources.

Cette masse d'eau totale, évaporation non encore décomptée, permettrait pendant toute l'année un débit moyen de 90 litres à la seconde à travers l'ensemble de la ligne principale des sources du plateau que nous avons envisagée ici.

Il y a là une centaine de sources qui pourraient donc fournir chacune un peu moins de un litre à la seconde. Mais ce chiffre est nettement trop élevé à cause des pertes dûes à l'évaporation.

Celles-ci sont difficilement appréciables, si l'on songe qu'elles résultent de phénomènes complexes où la transpiration des végétaux et l'évaporation se mêlent dans des proportions non connues jusqu'à présent.

La transpiration est un phénomène biologique ; il varie selon les espèces et est commandé par un tel nombre de facteurs qu'il n'est pas possible de s'en faire une idée d'ensemble même approximative — (MAXIMOV (1)). Les pertes d'eau pourraient être attribuées grosso modo pour plus de facilités à la seule évaporation. Malheureusement les nombreux travaux (DALTON, THOMAS et FERGUSON 1917, RENNER 1919, JEFFREY 1918, STILES 1924) qui ont établi ou discuté les formules basées sur les lois physiques de l'évaporation, montrent que ces formules ne s'appliquent que dans des conditions d'atmosphère parfaitement immobile et ne sont pas utilisables sur le terrain. De plus, les instruments proposés dans cette dernière condition sont encore bien imparfaits.

Dès lors, dans l'attente du résultat des recherches que nous avons entreprises sur ce point et pour terminer provisoirement le calcul que nous esquissons ici dans une très large limite d'approximation, nous ferons à l'évaporation et à la transpiration la part très grande :

Nous supposons que la moitié environ de l'eau tombée en un an est perdue pour les sources. Il y aurait ainsi à décompter du débit des sources environ la moitié de ce qu'elles pourraient fournir, soit pour préciser, un débit diminué de 40 litres à la seconde sur les 90 litres disponibles

Ce calcul nous permet d'établir pour chaque source un débit théorique de 0,50 litre à la seconde.

Ce débit calculé correspond-il à la réalité ?

Il convient de faire remarquer d'abord que les sources dans lesquelles une mesure de débit peut être réalisée, sont des sources ouvertes par les forestiers et les tourbeux. Elles sont régulièrement nettoyées et débouchées ; elles ont un débit un peu plus considérable que le chiffre calculé.

Mais ces sources ouvertes sont peu nombreuses en comparaison de toutes celles que nous avons pu repérer. Le cas le plus fréquent est celui dans lequel le suintement d'eau à la source est obstrué par une abondante végétation superficielle et par une couche de tourbe épaisse de 0,50 à 1 mètre. La mesure du débit réel ne peut être faite dans ces conditions. Dès que l'on dégage la source, c'est comme si l'on ouvre largement un robinet d'ordinaire presque fermé.

Le débit théorique de 0,50 litre par seconde paraît être parfaitement dans l'ordre

(1) N. A. MAXIMOV. The plant in relation to water, London, 1929.

de grandeur du débit moyen des sources de ces deux catégories, débit que l'on apprécierait à vue. Malheureusement nous n'avons pas de mesure directe de ce débit aux sources à cause de la difficulté d'organiser les mesures dans la fagne.

Cependant une observation intéressante vient confirmer cette approximation basée sur des simples données pluviométriques.

En septembre 1934, nous avons mesuré le débit de deux rivières à la sortie des tourbières : le Polleur, au pied de la falaise du Beaulou à la côte 630 et la Roer au niveau du 2^{me} pont. Aucune pluie n'était tombée depuis plusieurs semaines de sorte que l'eau était uniquement celle des sources en quantité diminuée par la forte évaporation que le passage dans la tourbe sur une longueur de plusieurs centaines de mètres provoque nécessairement au cours des journées précédentes qui furent ensoleillées :

Le Polleur	6 l. en 8 secondes	0.75 l.	à la seconde
La Roer	6 l. en 4 secondes	1.50 l.	à la seconde

Ces chiffres sont en somme peu considérables et sont explicables par la grande sécheresse de 1934.

Dans le cas du Polleur nous connaissons toutes les sources dont les eaux sont drainées par ce ruisseau après leur passage à travers les tourbières sous une surface d'environ 80 hectares.

Il y a au total 17 sources dont 10 sont taries en ce moment. Il reste donc 7 sources en activité, comme nous l'avons signalé plus haut.

Les besoins en eau des habitants du plateau ont été tels pendant les mois d'août et septembre que 6 parmi ces sept sources sont ouvertes largement et approfondies.

En tenant compte de la perte d'eau subie par évaporation, infiltration, etc..., sur le parcours qui sépare la source depuis son point d'origine jusqu'à l'endroit de la mesure dans le ruisseau, on voit que le *débit théorique, calculé égal à 0.50 l. par seconde pour chaque source*, en ANNÉE NORMALEMENT PLUVIEUSE, devient 0.11 l. à la seconde, mesuré à la rivière, après une traversée de 2 Kilom. de tourbe, par UNE SAISON EXTRÊMEMENT SÈCHE.

Notre hypothèse d'un débit de 0.50 l. par seconde, assurant l'écoulement des pluies annuelles tombées sur les territoires du sommet, et donc parfaitement vraisemblable.

Nous concluons de ce paragraphe, d'abord, que les eaux qui entretiennent les tourbières des pentes du plateau de la Baraque Michel proviennent d'une nappe phréatique de sommet par le canal d'un grand nombre de sources, et ensuite que cette nappe ne semble pas avoir d'autres possibilités d'alimentation que celles des pluies locales.

* * *

Il convient à présent d'étudier les particularités de ces eaux de sources.

Des analyses chimiques ont été faites, par Madame BOUILLENNE. Des mesures de

température ont été également réalisées depuis une dizaine d'années de moments en moments, hiver comme été.

Le pH. des eaux a été pris au moyen de plusieurs méthodes dont la plus rapide et la plus pratique s'est révélée être celle du comparateur de Hellige dont nous donnerons ici les résultats. La précision de 0,1 est à notre avis suffisante.

Au Tableau I, on trouvera les résultats des ANALYSES D'EAU, dont celles de la Fontaine Périgny, reproduite ici, a seule été publiée (1).

Ces eaux sont pauvres en substances minérales, en matières organiques. Elles sont parfaitement limpides.

Un résultat sur lequel nous devons insister et dont nous reprendrons bientôt l'analyse est la teneur en Cl^- et SO_4^{--} des eaux des tourbières à *Sphagnum*. Il est habituel de dire que l'acidité des eaux de tourbières est due aux acides humiques solubles.

Dans une récente étude sur des tourbières hollandaises, BAAS-BECKING et ses élèves (2) citent des chiffres comparables aux nôtres et démontrent par calculs que l'acidité des eaux de tourbières (pH. 3,7 à 4,1) est due, non pas tant aux acides carbonique ou organiques (butyrique, humiques solubles comme l'acide fulvique), mais bien plus spécialement à HCl , agissant dans un milieu non tamponné (comme c'est le cas pour beaucoup d'eaux de tourbières, dont une simple pluie augmente rapidement le pH).

Des observations déjà anciennes, citées par BAAS-BECKING ont démontré que, placés dans une solution de sels neutres (KCl , NaCl), des extraits d'humus ou des cellules de *Sphagnum* produisent une diminution de pH bien plus considérable que dans de l'eau pure.

A la suite de ses récentes expériences BAAS-BECKING reprend la défense de la théorie de « l'Échange des ions » de BAUMAN et GULLY, pour expliquer l'origine de l'acidité des eaux de tourbières.

Les parois cellulaires des *Sphagnum* sont capables d'absorber les cations des sulfates et chlorures reçus avec l'eau météorique ou bien avec l'eau des sources dans le cas particulier de la Baraque Michel, et, par échange avec des ions H^+ , libérés le milieu dans extérieur, de provoquer une acidité considérable.

Cette théorie renouvelée par BAAS-BECKING est développée d'une façon extrêmement logique. Nous nous appliquerons à la contrôler minutieusement par des expériences ultérieures.

En tous cas, sa vérification permettrait de se libérer de l'amas de résultats contradictoires accumulés depuis de nombreuses années sur le rôle des acides humiques mal connus et dont beaucoup sont insolubles, dans l'acidité des eaux de tourbières.

(1) Évolution récente de la végétation des hautes fagnes du plateau de la Baraque Michel. (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 1926).

(2) BAAS-BECKING et NICOLAI. (*Blumea* I, 10-45 ; 1934).

TABLEAU I

	Eau de la Fontaine Périgny		Eau coulant du Polytricheto-Salicetun (Mont Rigi)	Eau d'un fossé avec Sphagnum, (Sources du Polleur)	
Époques des prélè- vement	novembre	août	septembre	juillet	août
Aspect	limpide et incolore		limpide et incolore	limpide et légère- ment colorée en brun	
Température		9°		10°	17°
pH.		5.4		4.7	4.7
Résidu sec, ° / ₀₀	0.0224	0.0288	0.049 0.048	0.061 %	
Résidu à la calcina- tion, ° / ₀₀	0.016		0.026	0.0395 0.04	
Dureté totale en de- grés français (1° = 1 gr. Ca O par 10 litres)		1°5	3° 3°2	1	
Matières organiques (mgr. KMnO ₄ × 5) %		65	100	143.5	
SO ₄ ° / ₀₀		0.0067	0.0022	0.0165 0.0141	0.0044
O ₂ cc. à 0° et 760 mmP.		6.21 6.04	—	5.09	4.51
Cl ° / ₀₀	0.0035	0.0031	0.0013	0.00524	0.0052
Fe, ° / ₀₀ procédés {			0.00010	0.000216	
			0.00008	0.000207	
Ca O ° / ₀₀		0.0035	0.0045	0.003	
Mg O ° / ₀₀		0.0036	0.0054	0.00301	
Nitrites		0	0	0	
Nitrates		0	0	0	
H ₂ S		0	—	0	
NH ₃		0	0	—	0
Phosphates (P ₂ O ₅)		0	0	0	

TABLEAU II

pH. DES EAUX DE SOURCES

SOURCES DE LA HELLE	1925	1934
Fontaine Périgny (ouverte dans l'argile, régulièrement utilisée et entretenue).	5.4	5.4
Source voisine (ouverte en 1934 suite à la sécheresse dans légère épaisseur de tourbe, fond sur argile, quelque végétation).	—	5.4
Source très abondante de la fange des Wez (non ouverte, échantillons pris en aval du suintement, dans un fossé de drainage creusé à la surface de la tourbe).	—	5.1
SOURCES DE LA ROER		
N. de Botrange, fagne wallonne		
Source ancienne (ouverte, dans la tourbe, fond sur argile).	5,2	
Source ancienne (ouverte, dans une légère épaisseur de tourbe, fond sur argile).	5.4	
Source récente (ouverte en 1934, à cause de la sécheresse, dans argile)	—	5,6
Source récente (ouverte, en 1934, à cause de la sécheresse dans la tourbe, fond sur argile).	—	5,2
SOURCE DU BAYEHON. (Sud de Botrange)		
Source (ouverte dans argile, prise faite dans fossé de drainage sur argile)		5.4
SOURCES DE LA HOEGNE. (Rus de Polleur)		
Source de la Station. (ouverte depuis avant 1911, dans une légère épaisseur de tourbe, fond sur argile, beaucoup de <i>Sphagnum</i>)	5.0	5.0
Source voisine (ouverte, fond sur argile, peu de <i>Sphagum</i>)	5.4	
Source de Herbofaye (ouverte dans un peu de tourbe, fond sur argile, végétation abondante, <i>Sphagnum</i> , etc...)		5.0

pH. DES EAUX DE SOURCES

SOURCES DE LA STAT.	1934
Source en haut des Rhus (ouverte nouvellement pour les travaux de boisement de la fagne de Sart, dans argile et utilisée par une troupe d'ouvriers).	5,8*
Source du bois, en haut des Rhus. (ouverte dans un peu de tourbe, fond sur argile)	5,4
SOURCES DE LA GILEPPE	
Grande source (au bord de la route de Jalhay au Sabotier ; Kil. 12.800; ouverte autrefois dans argile blanche, pas de végétation, souillée par les passants).	5,0**
Source voisine (Kil. 13.200) (ouverte récemment dans un peu de tourbe, fond sur argile, beaucoup de végétation).	5,3
Sources en haut de la Croix Mockel. 1) dans argile (ouverte, végétation) 2) près de la Via mansuerisca (non ouverte, suintante de la tourbe, végétation).	5,0 5,0
SOURCES FERRUGINEUSES.	
Près de la Croix Panhaus (sur argile)	6,0
A la limite, entre les domaines et Jalhay, près de la Via mansuerisca	6,0
Près de la Baraque Michel (dans les prairies artificielles, probablement chaulées).	6,6
Dans les fagnes de la Vecquée (l'eau s'accumule dans un très profond trou d'obus)	6,0

LA TEMPÉRATURE des eaux des sources et des puits est comprise entre 5° et 12° C. Le plus souvent 8 à 12° en été, 5 à 8° en hiver.

La moyenne des températures des eaux de sources et des puits oscille autour de 7° C et correspond de la sorte à la moyenne des températures atmosphériques de l'année sur le plateau de la Baraque Michel.

LE PH. des eaux de sources a été pris de temps en temps depuis une dizaine d'années (1924, création de la station scientifique de l'Université de Liège) en

(*) Cette source ne peut entrer en ligne de compte car elle est polluée.

(**) Cette source se trouve au bord de la grand'route de Jalhay et couverte de la poussière des autos.

même temps que le pH. des sols, des tourbes, des flaques à *Sphagnum* et des principales associations végétales du plateau.

Nous donnons ici uniquement les chiffres de pH. des eaux de sources observés à l'occasion de deux séries de mesures prises l'une en 1925, l'autre en 1934 : la première série par la méthode colorimétrique avec échelles renouvelées tous les quinze jours comme on procédait à cette époque ; la deuxième par le comparateur de Hellige à disques dont il a été parlé plus haut. Les mesures, en été 1925, ont été faites en collaboration avec Madame BOUILLENNE. Celles de 1934, en collaboration avec MM. COLLARD, CHEKOWSKY et DELARGE, auxquels nous adressons nos plus vifs remerciements.

De nombreuses observations ont dû être notées dans chaque cas. Les sources se présentent en effet chacune dans des conditions un peu différentes. La plupart de celles qui ont fait l'objet de prises d'échantillons étaient ouvertes depuis plus ou moins longtemps par les forestiers ; elles étaient plus ou moins profondes : fond d'argile blanche, fond de limon brun, fond de tourbe ; elles étaient envahies par la végétation ou non, et dans l'affirmative, la nature de cette végétation a son importance ; abondance de *Sphagnum*, peu de *Sphagnum* ; présence de bactéries limoniteuses.

Le tableau II permet de se faire une idée d'ensemble des résultats obtenus en tenant compte des conditions locales. On voit que :

Les sources non ouvertes, encombrées de végétation et de tourbe ont un pH de 5,0 (1 source) ou de 5,1 (1 source) ; les sources ouvertes sur fond d'argile, qui nous ont spécialement intéressés, ont un pH de

5,4 (6 sources) — 5,6 (1 source) — 5,8 (1 source)* — 5,0 (1 source)** , quand elles sont nettoyées, c'est-à-dire dégagées de l'excès de végétation qui d'ordinaire les envahit lorsqu'elles ne sont pas régulièrement utilisées ;

5,2 (2 sources) — 5,3 (1 source), quand elles ont été creusées à travers une certaine épaisseur de tourbe pour atteindre le fond d'argile ;

5,0 (3 sources), quand une abondante végétation de *Sphagnum*, etc... se développe dans l'eau ou sur les bords ;

6,0 (3 sources) — 6,6 (1 source), quand elles forment des dépôts de limonite.

Donc, sur un total de 19 sources non polluées dont nous donnons ici le pH, 2 ne sont pas ouvertes et 17 sont creusées jusqu'à l'argile. Parmi ces dernières, sur 7 sources dont les parois sont d'argile, 6 ont un pH de 5,4. Les 3 sources dont la partie supérieure des parois est dans la tourbe ont un pH de 5,2, 5,2, 5,3.

Les 3 sources qui contiennent une végétation assez abondante ont toutes un pH de 5,0. Ce pH est le même que celui généralement observé dans les sources non ouvertes qui suintent à travers le tapis des espèces colonisatrices des affleurements des sources.

Les 4 sources ferrugineuses seront étudiées ultérieurement. Leur pH de 6,0 constaté en coïncidence avec la présence de Fer, mérite une mention toute spéciale.

L'eau des sources du sommet du plateau de la Baraque Michel ont un pH. compris entre 5,0 et 5,6.

Il résulte du tableau II et d'un grand nombre d'observations de contrôle que le

pH. des sources à leur sortie de la nappe phréatique est 5,4. Ce pH. devient plus acide sous l'influence de la tourbe et de la végétation : 5,2-5,0.

Le pH. 5,0 est celui de la plupart des suintements d'eau dans les environs des sources non ouvertes.

Un point intéressant à signaler est la concordance des résultats des analyses de pH. pratiquées aux mêmes endroits malgré dix années d'intervalle, comme par exemple dans le cas de la Fontaine Périgny.

Étant donnée notre conclusion sur le pH. des eaux de la nappe phréatique et les influences que peuvent avoir les conditions locales à la sortie des sources, il convenait de mesurer le pH. de l'eau des quelques puits de la région du sommet.

Le tableau III spécifie soigneusement les particularités de ces puits ; en effet si la plupart sont maçonnés, l'un d'eux ne l'est pas. Ce dernier est simplement tapissé à sa base de moëllons de quartzite grossièrement taillés et non cimentés.

TABLEAU III
pH DES EAUX DES PUIITS DU « SETCH CHAMP »

	1925	1934
1) Auberge du Mont Rigi (puits non maçonné)	5,4	5,2
2) Station scientifique (puits maçonné, creusé en 1926)	6,4	6,4
3) Auberge de la Baraque Michel (puits maçonné, creusé en 1836)	—	6,6
4) Trois Hêtres (grand puits maçonné, creusé autrefois pour alimenter la commune de Longfaye)	—	6,0
5) Trois Hêtres (petit puits maçonné, très ancien (non loin de 4)	—	5,5

Le pH. des eaux du puits non maçonné est le même que celui des eaux de sources.

Les puits maçonnés ont un pH. nettement moins acide. Les puits maçonnés depuis de nombreuses années ont un pH. plus acide que les précédents.

Ce résultat semble indiquer la diminution progressive de l'influence que peut avoir le mortier de la maçonnerie sur le pH. de l'eau de puits maçonnés.

II. — Les eaux des tourbières.

Les eaux des sources sortent du limon superficiel des différents « setch-champs » aux endroits où, à la surface, on voit s'interrompre le limon et apparaître l'argile blanche sous-jacente.

TABLEAU IV. — pH DES EAUX

	<i>Bassin de la Helle</i>			<i>Bassin de la Roer</i>		<i>Bassin de la petite Roer</i>	
Eau du Sphagnetum	Fagne wallonne	3,9		—			
Eau de surface de la tourbe		4,1 4,2 4,3		—			
Eau de surface dans un trou		4,0		—			
Eau de profondeur suintant de la tranche d'une exploitation	près de Périgny	4,4			4,4		
Eau de profondeur coulant dans les rigoles voisines d'une exploitation.		4,6			4,6		
Fossés de drainage {	Près des sources	—		de Botrange	4,7	—	4,6
		—		de Drello	4,6	vers Bosfagne	
				ligne d'Épicea	4,6		4,5
				» »	4,6		
		—	4,6				
Vers la rivière	près de la Helle	4,6		—		—	
Suintement ferrugineux de la tourbière	—			—		—	

DES TOURBIÈRES

<i>Bassin du Bayehon</i>	<i>Bassin de la Hoëgne</i>	<i>Bassin de la Stat</i>	<i>Bassin de la Gileppe</i>
—	—	Trou Bouly 3,8	—
—	—	—	—
—	tourbière Marquet 4,6	—	trou fait par tourbeux 4,5
—	4,6	4,5	—
—	—	au bord gr. route 4,6	près Broche Pierre 4,6
—	—	—	—
vers Botrange 4,7	sur argile d'un fossé de coupe feu 4,6	4,6	Fossé du bois des Bio- lettes 4,6
4,6			à l'angle du même bois 4,7
4,5			fos. route Sabotier à Eupen 4,6
—			fossé sur tourbe même endroit 4,6
grand fossé collecteur 4,7	— 4,6	—	—
—	—	5,5	—

Cette argile est imperméable est si compacte qu'elle ne peut être attaquée au pic avant d'avoir été secouée à la dynamite. (Creusement d'une large fosse, par la Station, dans la fagne du Mont Rigi).

Elle contient ordinairement des silex mélangés de petits fragments de quartzites. Cette argile semble être constituée des résidus du maestrichtien et de la décomposition des phyllades révinien.

Elle couvre de vastes espaces sur les pentes du plateau. Sa présence coïncide d'une manière générale avec l'existence des tourbières.

Aux endroits où cette argile blanche n'apparaît pas, il n'y a pas de tourbe et l'on peut dire qu'il n'y en a jamais eu. Le sol est couvert d'une couche d'humus végétal peu épais, 0.20 à 0.30 cm. et porte une végétation d'un tout autre type d'association que celui des tourbières (voir plus loin). Il ressemble lui-même au « setch-champ » du sommet : limon brun avec blocs de quartzites révinien. Il convient de signaler que ces endroits se rencontrent ou bien sur les crêtes secondaires ou bien aux angles des ruptures de pentes entre le sommet et la vieille surface de l'Ardenne comme nous l'avons signalé précédemment.

On trouve donc partout sous la surface des tourbières les dépôts d'argile blanche imperméable, soit que l'on ait creusé des fosses artificielles, soit que l'on ait fait des sondages. (1)

Dans la tourbière Marquet au Mont Rigi et dans la fagne wallonne, les sondages permettent d'établir que les pentes sont plus ou moins déprimées en cuvettes successives de 50 à 100 mètres de diamètre approximativement.

La tourbe s'est formée dans ces cuvettes ; de plus l'accumulation a été plus considérable au centre des dépressions que sur les bords, par suite de la croissance plus active des végétaux en ces endroits.

Des mamelons ont été constitués dépassant le niveau des bords. Il en est de si considérables, comme ceux des tourbières de Sourbrodt, que les cartes d'État Major les renseignent. De sorte que c'est au point culminant de ces mamelons que les sondages découvrent le fond des cuvettes.

Nous sommes donc sur le plateau de la Baraque Michel en présence de « tourbières bombées » appelées plus généralement « Hoch Moor ». Nous en étudierons plus loin la végétation actuelle. Celle-ci n'est pas uniforme. Les plantes, aux différentes hauteurs des mamelons, ne se trouvent pas dans les mêmes conditions par rapport au niveau de l'eau qui passe dans les cuvettes d'argile. Au début de la formation de la tourbière, les végétations du centre avaient à leur disposition plus d'eau que celles des bords. Elles ont poussé plus vite.

Sur les bords, l'épaisseur de tourbe est rarement considérable : 0.50 à 1 mètre. Au centre, elle peut atteindre un maximum de 7 mètres (tourbière du confluent des deux Hoëgne, Troux Brouly, Fagne wallonne, Königlisches Torfmoor). Le plus souvent on trouve une hauteur moyenne de 4 à 5 mètres de tourbe dans les tourbières qui n'ont pas encore été exploitées.

(1) Sonde Nyström.

Celles-ci ne sont plus fréquentes et c'est bien compréhensible si l'on songe à l'ancienneté de l'utilisation de la tourbe dans ce pays. La plupart des tourbières après l'enlèvement de leurs parties supérieures, subissent aujourd'hui une deuxième exploitation en profondeur jusque près du niveau de l'argile de base. En certains endroits comme dans les fagnes du Trou Marets, qui pendent vers Malmédy, les tourbières ont été complètement éliminées autrefois pour les besoins des usines de Malmédy.

Il faut tenir compte aussi de la disparition plus ou moins totale de la tourbe sur de vastes espaces à la suite des incendies de 1911, au cours desquelles certaines tourbières, dont la surface avait été desséchée progressivement par l'été torride, se sont consumées comme de l'amadou.

Ces endroits sont facilement repérables à l'heure actuelle par les associations végétales particulières qui en recouvrent les cendres (*Polytricheto-Salicetum* (I). Le sol y est plus ferme puisqu'il n'y a plus ou presque plus de tourbe et que la végétation est en contact avec l'argile du fond de la tourbière disparue.

Les eaux des sources se répandent à travers la tourbe dans les cuvettes imperméables et passant de l'une à l'autre le long des pentes argileuses du plateau, elles finissent par se rassembler dans le lit des différents ruisseaux. Elles circulent en profondeur, s'insinuant dans l'épaisseur tourbeuse par des canaux plus ou moins larges.

Ces canaux apparaissent comme de véritables couloirs à parois érodées par le passage de l'eau; ils se ramifient et constituent au-dessus du niveau de l'argile de base un réseau comparable à celui des couloirs creusés dans les roches calcaires par les eaux des rivières. Le toit de certains couloirs s'effondre parfois, laissant voir à l'air libre le parcours de l'eau, qui rentre ensuite dans la tourbe. Un cas typique de ce fait est visible dans la fagne près de la Fontaine Périgny.

Ce qui est remarquable c'est que la tourbe se comporte comme un colloïde, se désagrégeant par dessiccation, mais qui, imbibé d'eau, est consistant, élastique. L'eau ne passe à travers une paroi de tourbe humide qu'avec une extrême lenteur, sauf à l'endroit des fissures.

L'eau des sources est mélangée dans la tourbe avec l'eau de pluie. L'ensemble se déplace dans la profondeur suivant le réseau de couloirs dont nous venons de parler. Il réapparaît à la surface en des endroits bien précis où l'on s'étonne brusquement de trouver autant d'eau dans la fagne. Ces endroits correspondent au ressaut d'argile imperméable qui limite la cuvette de chaque tourbière du côté aval de la pente. Peu de tourbe, une végétation toute particulière fait son apparition (voir plus loin).

A quelques mètres plus bas on marche de nouveau à pied sec. Une nouvelle dépression s'est dessinée, dans laquelle les eaux s'insinuent. Ces espèces de résurgences se présentent fréquemment et permettent superficiellement de limiter les cuvettes

(I) R. BOUILLENNE, *loc. cit.* Bull. Soc. Bot. Belg. 53, 1926.

d'argile vers le bas et de distinguer les tourbières dans leur extension longitudinale sur les pentes mais non pas en transversale.

L'apparition de l'eau en ces emplacements a été constatée d'une manière continue malgré une très longue période de sécheresse.

Nous avons ainsi pu en tirer la conclusion qu'il s'agit là des eaux des sources d'amont.

* * *

Il était intéressant d'étudier les particularités des eaux qui circulent dans la tourbe et qui en temps normal ont une double origine : les sources, la pluie.

La couleur des eaux des tourbières est brun-noire, bien que limpide. Leur température varie rapidement d'après la saison et d'un jour à l'autre selon le temps.

Les mesures de pH. faites en de nombreux endroits ont donné lieu aux observations indiquées dans le tableau IV.

Les différentes fagnes ont été explorées et les prises d'essais soigneusement réalisées en des endroits comparables aux points de vue : situation de la tourbière entre le niveau des sources et l'apparition du lit constitué du ruisseau, suintement de la profondeur des masses de tourbe entamées par la tranche d'une exploitation, trou superficiel, fossés sur tourbe, fossés sur argile, résurgence, eau imprégnant la végétation du *Sphagnetum*.

Le pH. des eaux de tourbe est variable d'un endroit à l'autre. Cependant il est possible, étant donnée la localisation constante de certains pH., dans certaines situations comparables, d'établir les points suivants :

1) L'eau des sources s'acidifie en passant à travers la masse des tourbières. Entrant à 5,4, elle sort dans les fossés d'aval à pH. 4,6.

2) L'eau de surface des tourbières est d'origine atmosphérique, la pluie. Celle-ci est à pH. 6,3 environ. L'eau superficielle qui ruisselle s'acidifie au contact de la végétation et surtout du *Sphagnum*. Elle a un pH. de 4,1 — 4,2 — 4,3 — 4,5. La plus grande acidité est obtenue en prenant l'eau qui dégoutte des touffes de *Sphagnum* : pH. 3,8 — 3,9.

L'eau des fossés de la tourbe qui est formée d'un mélange des eaux météoriques et des eaux de source s'établit à peu près partout à pH. 4,6.

*Station scientifique de l'Université de Liège au Mon' Rigi
et Institut Botanique de Liège.*

(A suivre)

IV^e Congrès International Technique et Chimique
des Industries Agricoles

BRUXELLES 1935

Note sur
Pachyrrhizus angulatus Rich.

1. Valeur ichtyotoxique de ses graines.
2. Sa culture en serre.

par

R. et M. BOUILLENNE et R. KOOLHAAS

Secrétariat : Chaussée de Charleroi, 133, Bruxelles.

1935

SECTION 6.

NOTE SUR PACHYRRHYZUS ANGULATUS RICH.

1. — Valeur ichtyotoxique de ses graines.

2. — Sa culture en serre.

par R. et M. BOUILLENNE et R. KOOLHAAS.

INTRODUCTION

Pachyrrhizus angulatus Rich. (Fabacée) est connu depuis longtemps pour la valeur ichtyotoxique et insecticide de ses graines. Celles-ci sont employées surtout par les indigènes des petites îles de l'Archipel malais.

Le principe (ou les principes) actif, qui n'a pas encore été isolé à l'état pur, mais bien sous forme de résine jaunâtre, a été appelé Pachyrrhizine par Greshoff (1).

Van Sillevoldt (2), en 1897, a repris l'étude de l'extraction du corps actif; il a obtenu un corps résineux, fondant à 81° et auquel il a attribué la formule brute : $C_{30} H_{24} O_{10}$.

Peu de choses ont été publiées depuis lors, sur les propriétés chimiques et biologiques de la Pachyrrhizine; elle représente sans doute un dérivé de la roténone $C^{23} H^{22} O^6$ que l'on obtient sous forme de cristaux fondant à 163°, des racines de *Derris* et des tiges, feuilles et fleurs de *Tephrosia vogelii*.

On trouvera dans le « Handbuch der Pflanzen analyse » de Klein (3) le résumé des quelques recherches faites sur *Pachyrrhizus angulatus*.

Un autre *Pachyrrhizus tuberosus* Spreng. est utilisé dans les régions intertropicales du nouveau Monde (Vénézuëla) pour la capture des poissons (4).

I. — Pendant un séjour que nous avons fait à Java, en 1931, nous avons eu l'occasion d'obtenir une certaine quantité de graines de *Pachyrrhizus angulatus*, qui ont été soumises à des essais d'extraction du produit toxique.

Les graines, préalablement moulues et pressées à chaud (pour l'enlèvement de la majeure partie des graisses représentées par 11 à 15 % d'une huile jaune-vert), sont soumises à l'extraction par l'alcool à 94° (10 volumes).

L'extrait alcoolique filtré est soumis à la distillation sous pression réduite, puis à la dessiccation.

Dans trois séries d'essais, l'extrait alcoolique sec était respectivement de 9,1, 8,5, 8,9 gr. pour 100 gr. de graines. Les extraits secs lavés à l'éther de pétrole bouillant (enlèvement des graisses), sont repris par du toluène à ébullition; les extraits toluéniques filtrés chauds, puis concentrés au 1/3 sous pression réduite; par refroidissement, la solution laisse déposer des cristaux jaune brillant (point de fusion : 220, 224° non corr.), très peu toxiques; des cristaux blancs (point de fusion : 204° non corr.); puis, par précipitation au moyen d'éther de pétrole, on obtient une masse résineuse jaune-pâle, fondant à 85-90° que nous appellerons Pachyrrhizine brute, très toxique, correspondant à 16-18 % de l'extrait alcoolique.

Les détails analytiques des opérations d'extraction, de cristallisation, de distillation dans le vide de la Pachyrrhizine, etc. seront publiés ailleurs.

Les essais de détermination de la valeur toxique des extraits alcooliques secs et de la Pachyrrhizine brute ont été effectués selon la méthode que nous avons décrite pour l'établissement de la courbe de toxicité de la roténone (5).

L'animal d'expérience est *Carassius auratus* (Cypridacés) que l'on rencontre partout aux Indes Néerlandaises (longueur choisie : 6.5, 7.5 cm.).

On choisit comme critère de toxicité non pas le point de mort (très difficile à préciser), mais un symptôme bien défini apparaissant dans le processus d'intoxication : le moment où le poisson, après avoir manifesté des symptômes d'angoisse suivis de perte d'équilibre, *se laisse couler au fond du récipient*. Nous avons ainsi obtenu pour la roténone une courbe dont l'équation est $y = 0,65 x$

$$+ 0.005 y = \frac{1}{T}, \quad T = \text{temps en minutes nécessaires à l'appari-}$$

du symptôme; x = la concentration en mgr. par litre. Pour déterminer l'indice de toxicité d'un extrait quelconque à base de roténone ou produits dérivés, on cherche les concentrations x^1, x^2, x^3 , etc., nécessaires pour provoquer l'apparition de ce même symptôme, chez les poissons choisis comme sujets d'expérience, après des temps T^1, T^2, T^3 choisis dans la partie utile de la courbe de la roténone; en prenant x = les concentrations de roténone cor-

$$\text{respondant à ces temps, on a } \frac{x}{x'} = I.$$

Le mieux est de déterminer ce que nous appellerons le seuil maximum d'intoxication, c'est-à-dire, la concentration qui provoque l'intoxication massive; à cette concentration et au delà de celle-ci, le temps T_0 est constant et représente la durée d'agonie d'un organisme dont les processus vitaux sont complètement bloqués (pour *Carassius auratus*, ce temps T_0 va de 9 à 14 minutes).

TABLEAU I.

	Concentration mgr/litre	Nombre de poissons	Temps d'apparition du symptôme de toxicité en minutes	Indice de toxicité par rapport à la roténone
Pachyrrhizine brute	1	6	11 à 15	0,1
	0,75	10	11 à 15 } To	0,13 ($\frac{0,1}{0,75}$)
	0,55	6	17 à 19	0,070
	0,4	4	26 à 29	0,13 ($\frac{0,070}{0,55}$)
Extrait alcoolique sec	1) 2 mgr.	4	24	0,05
	2) 2 mgr.	4	26	0,025 ($\frac{0,05}{2}$)
	3) 2 mgr.	4	22	

La Pachyrrhizine brute (Pt. fusion 80-90°) non-cristallisée, possède donc un indice de toxicité de 0,12, 0,13 par rapport à la roténone cristallisée.

L'extrait alcoolique sec possède un indice voisin de 0,025.

**

II. — Une autre partie des graines de *Pachyrrhizus angulatus* Rich. a été rapportée en Belgique.

En 1932, une centaine de graines qui avaient été tenues en boîtes hermétiquement closes ont été semées dans une serre chaude du Jardin de Botanique de l'Université de Liège. Nous en avons obtenu avec 85 % de succès, des plantes de *Pachyrrhizus* qui ont fleuri et fructifié tout à fait normalement.

Les graines obtenues, à Liège, ont été semées également et nous ont donné avec le même succès des plantes qui sont actuellement en voie de floraison.

Nous donnons aux figures 1 et 2, les photographies de plantes de *Pachyrrhizus* fournies par des graines de l'année dernière (fig. 1) et par des tubercules obtenus des graines de Java (fig. 2, plantes de 2 ans).

La facilité d'entretien de cette plante dans nos serres nous a engagé à essayer l'action des émulsions fournies par les graines de *Pachyrrhizus angulatus* sur les parasites des plantes de serres.

Les graines de *Pachyrrhizus* contiennent, comme nous l'avons dit, environ 14 % de graisses, elles se laissent facilement broyer et donnent avec l'eau une émulsion suffisamment stable pour



Fig. 1. — *Pachyrrhizus angulatus* Rich. Plantes de 2 mois, issues de graines récoltées au Jardin de Botanique de Liège.



Fig. 2. — *Pachyrrhizus angulatus* Rich. Plantes de 2 ans, issues de graines récoltées à Java, en 1931. Plantes remises en végétation depuis deux mois.

être employée au cours de la journée sans l'emploi d'adjuvant émulsionnant (eau savonneuse, etc.).

Voici les résultats qui ont été obtenus dans nos serres par M. Chevalier, Conservateur du Jardin de Botanique :

Action insecticide d'une émulsion aqueuse obtenue à raison de 4 gr. de graines sèches par litre d'eau :

Tetranychus telarius (araignée rouge) tuée en 4 minutes;

Thrips haemorrhoidalis, tué en 10 minutes;

Aphis Sp. (puceron), tué en 10 minutes;

Trialeurode vaporarium (mouche blanche des serres), tuée en 10 minutes;

Sciara (mouche noire des terreaux), tuée en 10 minutes. Les larves ne semblent pas souffrir du poison;

Coccides (kermès) tués en quelques minutes, à condition d'atteindre les très jeunes animaux qui ne sont pas encore entourés de leur carapace;

Cochenilles (pou blanc), protégé par un feutrage cireux, inattaquable par l'eau, n'est pas atteint.

BIBLIOGRAPHIE

(1) GRESHOFF. *Ber. Chem. Gesels.*; **23**, 3.539, 1890.

(2) VAN SILLEVOLDT. *Nederl. Tijdsch. Pharm., Chem., Toxic.*, **11**, 246, 1899.

(3) KLEIN. *Handbuch der Pflanzen Analyse*; 4 parties 1931-32. J. Springer, Vienne.

(4) GRESHOFF. *Beschrijving der giftige en bedwelmende planten bij de vischvangst in gebruik* (3 volumes), nos **1**, 65; nos **2**, 57, 174, dans *Meded. uitgaande van het depart. Landbouw* **17**, Batavia, 1913.

(5) R. KOOLHAAS et M^{me} BOUILLENNE. Evaluation de la toxicité de la roténone et des extraits des plantes employées comme insecticides dans les régions intertropicales (voir communication précédente).

ROYAUME DE BELGIQUE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
MINISTÈRE DES AFFAIRES ÉCONOMIQUES

IV^e Congrès International Technique et Chimique
des Industries Agricoles

BRUXELLES 1935

Evaluation de la toxicité de la roténone
et des extraits des plantes
employés comme insecticides dans les
régions tropicales

par

M. R. KOOLHAAS et M^{me} BOUILLENNE



Secrétariat : Chaussée de Charleroi, 133, Bruxelles.

1935

SECTION 6

EVALUATION DE LA TOXICITE DE LA ROTENONE ET DES EXTRAITS DES PLANTES EMPLOYES COMME INSECTICIDES DANS LES REGIONS INTERTROPICALES.

par M. R. KOOLHAAS et M^{me} BOUILLENNE.

La détermination de l'activité insecticide des extraits fournis par les racines, tiges, feuilles ou fleurs des différentes espèces de *Derris*, de *Tephrosia* et autres plantes tropicales utilisées pour la désinfection des cultures, est de très grande importance. En effet, non seulement l'origine botanique des extraits, mais aussi leur préparation font varier grandement la teneur de ceux-ci en produits actifs. Le constituant le plus actif et le mieux connu des extraits est la roténone.

La roténone, C₂₃H₂₂O₆, est un insecticide extrêmement puissant. Les indigènes de l'Archipel Malais l'utilisent surtout pour la protection des plantations de tabac ou la capture des poissons. Il n'a aucune action toxique sur les organismes supérieurs, d'après Roark. Cependant, à Deli où il est utilisé en grande quantité, l'extrait aqueux de *Derris* provoque souvent chez les femmes qui le répandent sur les cultures de tabac, des éruptions épidémiques. On trouvera dans une récente publication de Wilbaux (1) une excellente revue des principaux travaux sur la roténone et produits similaires. Roark (2) a également donné une liste (tirée de documents consulaires) des plantes utilisées dans les différents pays comme insecticides ou ichtyotoxiques.

L'un de nous (3) a publié une étude du contenu en roténone d'une série d'extraits de *Derris*, de différentes provenances; il a pu ainsi montrer que la richesse en roténone des extraits étherés obtenus des différentes espèces ou variétés de *Derris* varie entre 0 et 49 %.

A côté de la roténone analytiquement déterminée, il existe cependant dans la plupart des extraits des produits dérivés dont l'activité toxique est également considérable (toxicarol, téphrosine, déguéline) et qui doivent nécessairement intervenir pour déterminer la valeur commerciale d'un extrait.

Cependant, comme nous venons de le dire, il est illusoire d'évaluer la valeur des stocks (quel que soit l'organe végétal récolté) par la richesse en extraits étherés.

L'évaluation analytique du contenu en roténone et la détermination de l'activité biologique des extraits sont donc absolument essentielles.

La détermination de l'activité biologique peut s'effectuer de deux manières :

Par essai sur insectes. On emploie généralement *Aphis Rumicis* (4).

Par essai de l'activité ichthyotoxique. On sait, en effet, que la plupart des plantes à produits insecticides sont généralement toxiques pour les poissons.

Nous avons donc cherché à établir une méthode rapide et suffisamment précise qui puisse être employée, à côté des déterminations analytiques, pour l'évaluation de l'activité biologique des plantes ou extraits de plantes présentés dans le commerce.

Un contrôle biologique des extraits ou plantes de *Derris elliptica* fonctionne dans les laboratoires de la Deli Proefstation, à Medan. La valeur des racines ou extraits est déterminée par le P. Q.

$$\text{(quotient piscicide) P. Q.} = \frac{T}{G}$$

T = le temps en secondes nécessaires pour tuer un poisson de G grammes immergé dans un liquide dont la teneur est de 10 cc. d'extraits analysés par litre d'eau.

Cette formule est établie pour des limites étroites de poids en gramme des poissons : 1, 1,99 (2, 2,99), etc., différentes catégories de P. Q. étant ainsi établies d'après le poids moyen des poissons utilisés (*Trichopus*, *Tricopterus*).

Gersdorff (5) a publié une série de recherches sur la toxicité de la roténone, iso-roténone, dihydroroténone, toxicarol, déguéline, téphrosine (1930-31-33). Il utilise comme animal d'expérience un Cypridacé, *Carassius auratus* ou goldfish, recommandé déjà par d'autres auteurs.

La technique employée par Gersdorff est la suivante :

Les poissons sont placés dans des récipients contenant de l'eau maintenue à la température constante de 27°; la quantité d'eau est calculée à raison d'un litre par poisson. Les poissons sont choisis autant que possible de même grandeur, les solutions de roténone sont acétoniques et données aux poissons de telle sorte que la concentration en acétone dans la solution d'expérience ne dépasse pas 1 %, (à 2 %, les poissons montrent des signes d'intoxication). Le critère utilisé pour déterminer la toxicité est le point de mort. Pour vérifier le point de mort après qu'on ne distingue plus aucun mouvement des nageoires et des ouies, on plonge le poisson dans HCl au tiers. Dans 50 % des cas, l'auteur note encore une réaction de vie. Il fait d'ailleurs remarquer que la détermination du point de mort est très difficile.

Nous avons repris les expériences de Gersdorff sur la roténone cristallisée en utilisant comme matériel d'expérience *Cyprinus*

Carpeo L. représenté à Java par une race indigène, très commune dans les rizières (sawah) inondées et les étangs des pisciculteurs.

Dans nos expériences, les poissons utilisés nous ont été donnés par le Dr. A. L. Buschkiel; ils provenaient du même étang, étaient de même âge, de même grandeur, 6,5 à 7,5 cm. Le Dr Buschkiel (6) a montré que les plus petits poissons sont très souvent parasités par un Trématode *Dactylogirus*, ce qui diminue considérablement leur résistance. Nos expériences étaient faites dans des boîtes cylindriques de 5 à 6 litres, de surface d'ouverture de 615 cm.; nous placions dans chaque récipient deux ou trois poissons et deux ou trois litres d'eau.

La détermination du point de mort comme critère pour l'établissement des courbes de toxicité de la roténone et autres produits similaires, présente de nombreux inconvénients et nécessite des précautions particulières.

1. — Il est extrêmement difficile de repérer le moment où les branchies cessent tout mouvement. Nous avons, comme Gersdorff, enregistré une erreur de 50 % environ surtout dans les faibles concentrations. Osterhout (7) s'élève contre ce choix du critère de la mort d'un organisme (la courbe de mort étant une courbe asymptotique).

2. — Dans la partie horizontale des courbes de toxicité, on n'enregistre rien d'autre que la durée d'agonie d'un organisme dont les processus vitaux sont bloqués par une intoxication massive. Dans les concentrations faibles (0,075 à 0,015 mgr./litre), précisément celles qui sont importantes pour la détermination et le calcul des courbes, le processus de mort est lent et presque imperceptible; les expériences sont très longues; elles durent de 2 à 10 heures et plus.

Dans ces conditions, le milieu perd peu à peu de sa toxicité; par exemple, dans une solution de 0,03 mgr. de roténone par litre, les poissons meurent après 10 ou 12 heures. Si, dans le même liquide, on plonge ensuite d'autres poissons, ils ne manifestent plus guère de symptôme d'intoxication. La roténone non absorbée par les animaux, a été décomposée dans l'eau.

3. — Au cours d'une expérience de longue durée, la quantité d'O₂ dans l'eau diminue considérablement. Nous avons par exemple trouvé :

	Au début	Après 4 heures	Température
Teneur en O ₂ par litre (ramené à 0° et 760 mm.)	4,8 cc.	3,1 cc.	27°

Ce fait peut avoir une grande influence sur la durée de vie des poissons.

Le tableau suivant montre les résultats d'une expérience réalisée avec des concentrations identiques de roténone, mais dans

des liquides à concentrations différentes en O₂, maintenues pendant toute l'expérience :

Concentration	Teneur en O ₂ ramenée à 0° et 760 mm.	Temps de mort
0,035 mgr.	4,3 cc	vivants après 24 h. (*)
0,0353	3,1 cc	6 heures.
0,02	4,3 cc	vivants après 24 h.
0,02	3,6 cc	8 heures

La nécessité de maintenir constante et suffisamment élevée la teneur en O₂ de l'eau est extrêmement importante. A la température de l'expérience 27, 28°, le besoin d'O₂ pour les poissons est considérable. Si, dans ces conditions normales, une concentration déficiente de 3,1 cc. par litre est supportée par les poissons sans symptôme visible d'intoxication, dans les conditions de l'intoxication lente par la roténone, le manque d'O₂ intervient comme facteur additionnel toxique et diminue considérablement la vitalité du poisson, Steinman et Surbeck (8) dans une étude toxicologique sur les produits phénoliques attirent également l'attention sur la nécessité de veiller pour les expériences de longue durée à la concentration en O₂ dans l'eau. Ces auteurs donnent quelques chiffres sur la consommation de l'oxygène dans les conditions normales à la température de 25° (contenu en O₂ de l'eau : 7,65 cc. %).

Leusciscus rutilus, (poids 15 gr.) 0,246 cc. O₂ par gr. et par heure
Phoxinus phoxinus L. (poids 3,5 gr.) 0.306 cc. O₂ par gr. et par h.
 Pour éviter qu'une différence d'O₂ ne fonctionne comme facteur additionnel toxique, ils conseillent de veiller au maintien d'un pourcentage en O₂ constant pendant la durée de l'expérience.

Dans le cas qui nous intéresse, il est d'autant plus important de veiller à cette précaution que c'est précisément sur les résultats obtenus dans les très faibles concentrations de roténone qu'est basé le calcul de la courbe de toxicité. D'après la formule de Powers (9), Gersdoff donne : $T = \sqrt{\text{tang. } \delta / a}$, δ étant l'angle formé au point de rencontre de l'axe des x et du prolongement de la courbe tracée en prenant la réciproque des temps de survivance, a est le seuil théorique de concentration toxique.

CHOIX DU CRITERE DE TOXICITE

Nous pensons donc avec Osterhout que l'établissement du point de mort n'est pas un excellent critère pour l'établissement des courbes de toxicité de la roténone et produits similaires.

Nous avons cherché si, au cours de l'intoxication des poissons par la roténone, il était possible de choisir un point précis de la

(*) En général, les poissons qui n'étaient pas morts après 24 heures, se rétablissaient fort bien.

courbe de mort des animaux et d'établir par rapport à ce point, les courbes de toxicité.

Dans l'intoxication par la roténone et ses dérivés, le poisson manifeste d'abord une inquiétude momentanée, il nage ensuite d'une façon mal assurée en se tenant presque verticalement, puis nage par soubressauts en sortant de l'eau, perd l'équilibre, se couche sur le côté et coule au fond du récipient (parfois reste à flotter entre deux eaux, couché sur le côté). Sauf dans les cas d'intoxication très faible où il se rétablit pendant la décomposition de la roténone, il ne retrouve plus son équilibre pour nager normalement; après avoir essayé de nager en tournant sur lui-même, il devient immobile, ses mouvements respiratoires diminuent insensiblement jusqu'à ce qu'il ne soit plus possible de déceler le moindre mouvement des ouies et des nageoires (point de mort choisi par différents auteurs).

Nous avons choisi comme symptôme défini le moment où le poisson se laisse couler au fond du récipient.

Il est bien évident (et Osterhout le fait également remarquer) que les toxicités *relatives* de différentes substances varieront avec le critère utilisé.

Cette objection a été déjà abondamment discutée pour le cas des hypnotiques ou de l'ammoniaque qui, peu toxique, provoque rapidement chez le poisson la perte d'équilibre.

Cependant, dans le cas qui nous intéresse : détermination de la courbe de toxicité d'un corps (ou d'une classe de corps), le choix dans la courbe de mort d'un symptôme défini pour la détermination des diagrammes de toxicité donne des résultats absolument meilleurs que la recherche du point de mort.

Ce symptôme particulier a été choisi également comme critère par Steinman et Surbeck (8) dans l'intoxication par les goudrons, de préférence au point de mort (Seitenlage). Il nous a servi à établir une courbe de toxicité de la roténone (voir diagrammes 1 et 2).

Solvant.

Comme dissolvant de la roténone, nous avons choisi l'alcool de préférence à l'acétone; le maximum de solubilité de la roténone dans l'alcool 0,2 % (8) est suffisant pour les essais et, d'après Jones et Haller (11), c'est dans l'alcool que la roténone s'oxyde le moins. Les quantités d'alcool ajoutées avec le poison ne dépassaient pas 0,9 cc. par litre; il faut, en effet, tenir compte de ce que si, dans les conditions normales, 5 cc. d'alcool par litre n'ont aucun effet, dans des conditions pathogéniques, cette même quantité peut intervenir comme facteur additionnel toxique. Steinman et Surbeck ont aussi constaté que dans l'intoxication

des poissons par les goudrons, l'alcool employé comme solvant peu intervenir comme adjuvant toxique, même à des doses qui, normalement, sont inoffensives.

Aération.

Nous avons maintenu dans les liquides en expériences, une teneur en O₂ de 4,3 cc. par litre (ramené à 0° et 760 mm. de pression).

Longueur et poids des animaux.

Nous avons choisi les poissons, comme nous l'avons dit, de taille aussi homogène que possible (6,5 à 7,5 cm., longueur prise de la tête au début de la queue).

Des essais préliminaires ont montré qu'une différence de 10 à 12 mm. n'a pas une influence appréciable (tous les autres facteurs constants) sur l'apparition du symptôme ou sur la mort.

Résultats.

Nous donnons en tableau (tableau 1) et en diagramme (diagramme 1 *) les résultats de nos essais de toxicité de la roténone sur *Cyprinus Carpeo* (long. : 6,5 à 7,5 cm.), à des concentrations variant de 2 mgr. à 0,015 mgr. par litre, à la température constante de 27°, en prenant comme critère de toxicité le symptôme choisi.

Le calcul des erreurs a été fait d'après la formule :

$$r = 0,8453 \sqrt{\frac{\sum v}{n(n-1)}} \quad r_0 = 0,8453 n \sqrt{\frac{\sum v}{n-1}}$$

r = l'erreur probable d'une simple observation

r_0 = l'erreur probable de la moyenne arithmétique.

Les résultats exprimés dans ce tableau peuvent être comparés avec ceux établis dans le tableau II et le diagramme 2, par rapport au point de mort déterminé aussi soigneusement que possible.

On voit à l'examen des courbes, que le symptôme choisi par nous, permet de déterminer d'une façon rapide et précise, avec un pourcentage d'erreur normal, la courbe de toxicité de la roténone.

L'équation proposée de cette courbe est :

$$y = 0,65 x + 0,005; y = \frac{1}{T}$$

T = temps en minutes nécessaires à l'apparition du symptôme.

x = concentration en mgr. par litre.

(*) Le diagramme 1 donne les résultats de plusieurs séries d'expériences. Ceux indiqués par $\times$ se rapportent au tableau I.

TABLEAU I (Courbe du symptôme)

Concentration mg. par l.	Nombre de poissons	Symptôme choisi après minutes	Erreur probable		pourcentage d'erreur	
			individu	moyenne	individu	moyenne
2	4	7	0	—	—	—
1	4	7	0	—	—	—
0.5	4	14	0.91	0.5	7	4
0.4	4	14	1.46	0.73	9.7	4.9
0.3	4	15	0.5	0.2	3.3	1.7
0.2	7	15	1.3	0.492	8.7	3.3
0.1	4	14	0.73	0.37	5.2	2.6
0.15	3	14	1.03	0.6	7.35	4.3
0.087	4	17	1.96	0.98	11.6	5.8
0.075	14	20	4.27	1.14	21.4	5.7
0.06	13	27	7.05	1.95	26.1	7.2
0.05	6	28	4.3	1.76	15.4	6.3
0.04	6	32	7.5	3.09	23.6	10.9
0.0325	6	36	4.62	1.89	12.8	5.3
0.03	9	36	6.97	2.32	19.3	6.4
0.025	5	38	5.1	3.21	13.4	8.5
0.02	15	44	12.5	3.2	28.3	7.3
0.015	18	72				

pour 6 poissons, les autres ne présentent pas le symptôme; tous sont vivants après 24 heures.

TABLEAU II (Courbe de mort)

Concentration mg. par l.	Nombre de poissons	Mort en minutes	Erreur probable		pourcentage d'erreur	
			individu	moyenne	individu	moyenne
2	—	—	—	—	—	—
2	4	57	4	1	7	1
1	4	65	1.2	0.6	2	1
0.5	4	68	8.3	4.1	12	6
0.4	4	55	5.1	2.56	9.3	4.7
0.3	4	65	3.4	1.7	5.2	2.3
0.2	7	76	11.1	4.18	14.6	5.5
0.15	3	90	35.5	26.4	42.8	29.4
0.1	4	115	16.7	8.4	14.5	7.3
0.0878	4	135	33.7	16.7	24.6	12.3
0.075	14	158	35	9.35	22.2	5.3
0.06	6	229	21.1	8.6	7.3	3
0.05	7	290	14.1	5.33	4.9	1.8

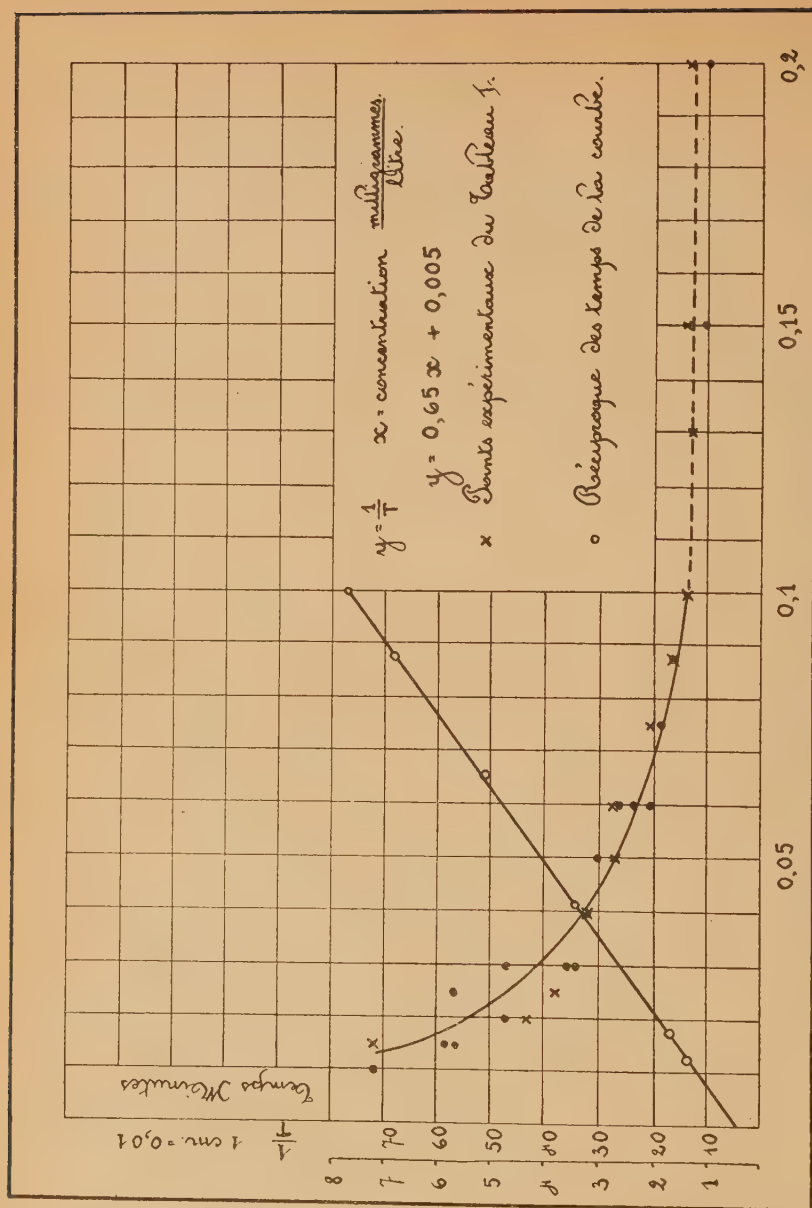


Diagramme 1. --- Courbe d'après le symptôme choisi.

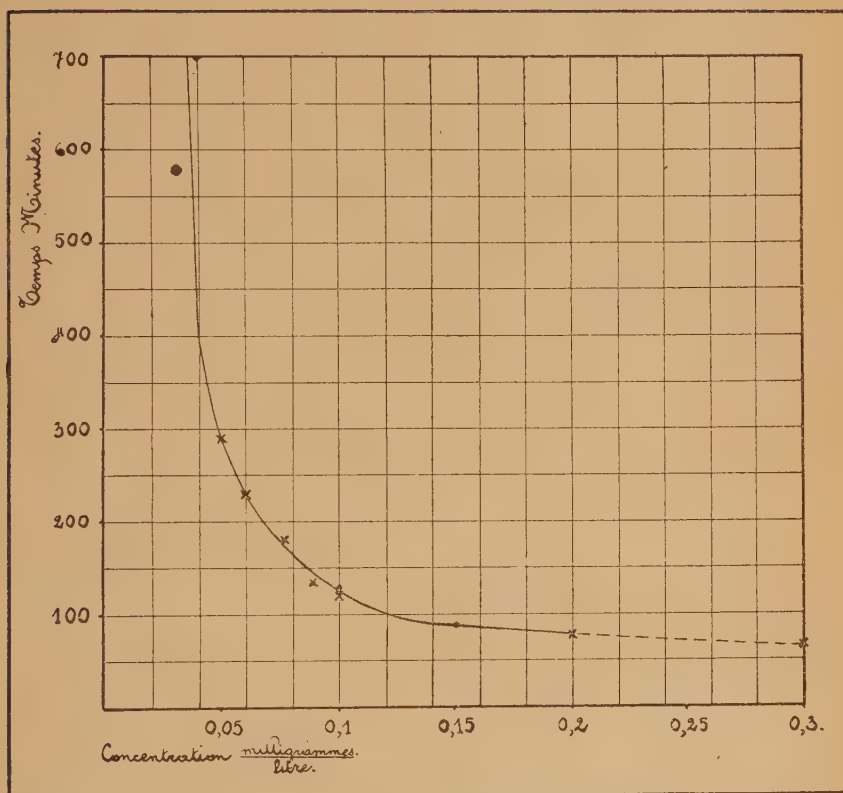


Diagramme 2. — Courbe d'après le point de mort.

En examinant les deux tableaux, on constate que : tandis que dans le premier, le pourcentage d'erreurs augmente avec la dilution du poison dans les essais, il n'en est pas de même dans le second.

L'explication en est évidemment celle-ci : pour les faibles concentrations, les différences de résistance individuelle s'affirment davantage et interviennent aussi bien dans l'apparition du symptôme, que dans le moment de la mort ; or, dans la détermination de ce dernier point, on supprime une grande partie de ces différences individuelles et par conséquent de l'erreur, soit que l'on compte comme morts des individus qui, bien qu'immobiles, sont encore vivants et dont la courbe de vie décroît lentement, soit que l'on ne tienne pas compte de ceux-ci dans le calcul des moyennes, tandis que dans la détermination du symptôme choisi, on ne peut faire le même calcul.

A la dilution de 0,015 mgr. par litre, de roténone, et en maintenant l'aération à 4,3 cc. par litre, à la température de 27°, tous les poissons montrent, après 15 minutes, des signes de détresse, six se couchent dans le fond, après un temps moyen de 72 minutes, et tous, après 24 heures, sont vivants et semblent rétablis, nous pouvons donc conclure que le seuil de toxicité de la roténone est voisin de 0,015 mgr. par litre.

Gersdorff le place à 0,0125 mgr. par litre.

En conclusion de ces essais, nous dirons :

1° Pour l'étude de la toxicité de la roténone et produits similaires, il faut tenir compte de la décomposition du toxique dans l'eau ;

2° De la variation de la teneur en O₂ de l'eau au cours des expériences de longue durée (température de l'eau et taille des poissons étant constants) ;

3° La détermination du symptôme choisi par nous donne des résultats suffisamment précis et *rapides* pour être employés dans l'établissement des courbes de toxicité des extraits commerciaux d'insecticides à base de roténone ou de composés similaires.

Remarque.

Sur les conseils du Dr. Krysmann, Chef du service vétérinaire de Buitenzorg, nous avons voulu essayer l'action de la roténone en solution alcoolique sur le cœur de grenouille tenu dans du Ringer glucosé.

Nous donnons en tableau, à titre de documentation, les résultats obtenus :

Liquide Ringer glucosé		Température	Durée des battements du cœur en minutes
0	.	26°	30, 40, 30, 39.
0	.	5-6	bloquage instantané.
2%	alcool	26°	34
1%	»	27°	34
1%	» + 0.4 mgr. roténone ‰	26°	36
1%	alcool + 0,5	26°	36
1%	» + 0,75	26°	38
1%	» + 1	26°	plus de 38
1%	» + 3	26°	plus de 38

La roténone, aux concentrations de 3 mgr. par litre n'a aucune action toxique sur le cœur de grenouille.

La pathogénie de ce produit sur les poissons et certains insectes est encore mal connue aujourd'hui; mais il semble bien qu'on doive le ranger dans les toxiques du système nerveux sympathique.

Laboratoire de Phytochimie de 's Lands Plantentuin.
4 novembre 1931, Buitenzorg, Java.)

**

BIBLIOGRAPHIE

(1) WILBAUX R. *Ann. Gembloux*, **1**, 1-30, 1935; *Ann. Gembloux*, **3**, 1-30, 1935.

(2) ROARK R. C. Excerpts from consular correspondence relating to insecticidal and fish poison plants. (Insecticide division, Bureau of Chem. and Soils Washington D. C., 1930).

(3) KOOLHAAS. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*, **III**, **12**, 563, 1932.

(4) DAVIDSON. *J. Econ. Ent.*, **23**, 877, 1930.

(5) GERSDORFF. A method for the study of toxicity using Goldfish, *The Journal of the American Chemical Society*.

52, n° 8, 3.440, 1930.

52, n° 12, 5.051, 1930.

53, 1.897, 1931.

55, 1.147, 1933.

(6) BUSCHKIEL. Trematodes op de Kieuwen van visschen op Java Nord. *Indisch Blad voor Diergeneeskunde*, Dell, **42**, 1930.

(7) OSTERHOUT. Injury, Recovery and Death in Relation to Conductibility and Permeability. (Monography on Experimental Biology, 1922).

(8) STEINMANN et G. SURBECK. Beitrage zur Toxicologie der Fische, *Zeit. für Hydrologie*; 1919.

(9) POWERS. *III. Biol. Monogr.*, **4**, n° 2, 1917.

(10) JONES et SMITH. *J. Amer. Chem. Soc.*, **52**, 2.554, 1930.

(11) JONES et HALLER. *J. Amer. Chem. Soc.*, **53**, 2.320, 1931.

1935

IMPRIMERIE S.A.D.I.
23, boul. Barthélemy, Bruxelles.

Les Broméliacées-Æchméinées

par M. CH. CHEVALIER,

Conservateur du Jardin botanique de l'Université de Liège (1)

Les différents genres formant la sous-tribu des Æchméinées ont subi bien des vicissitudes. Successivement créés par les botanistes broméliographes, ils ont été, par la suite, démembrés ou rapportés à d'autres genres, ce qui a amené une certaine confusion, se traduisant encore maintenant par les dénominations vicieuses que l'on observe dans beaucoup de collections. Refaire l'historique de ces modifications nous entraînerait trop loin et exigerait un travail de bénédictin que nous ne pouvons entreprendre.

Comme pour nos précédentes études sur les Broméliacées, nous suivrons l'ordre établi par le plus récent des broméliographes (2). Mez nous paraît avoir très judicieusement classé ces plantes et son travail, le plus complet de tous, fait d'ailleurs autorité.

Mez a groupé dans les Æchméinées une quinzaine de genres et de nombreuses espèces. Bon nombre d'entre elles ne sont pas cultivées et n'existent qu'à l'état de spécimens d'herbier.

D'autres, au contraire, plus particulièrement dans les genres *Ananas*, *Æchmea* et à un degré moindre dans les *Hohenbergia*, *Androlepis*, *Quesnelia*, etc., se rencontrent fréquemment dans les collections.

Certaines variétés d'*Ananas* sont l'objet, dans les régions chaudes, d'une culture spéciale pour la production sur une grande échelle de leurs fruits, bien connus de tous. Plusieurs variétés, essentiellement horticoles, sont très cultivées également. Dans le genre *Æchmea*, nous signalerons particulièrement l'*A. fasciata* Bak., cultivé par erreur, sous le nom de *Billbergia rhodocyanea* Lem. et très apprécié par les fleuristes pour la garniture des jardinières d'appartement.

Mez donne aux Æchméinées, les caractères distinctifs suivants : Ovaire infère, fruit : baie indéhiscente, graines nues, grains de pollen marqués de pores ; inflorescence non entourée d'un involucre distinct, élevée sur un axe ou très rarement nidulante.

Le synopsis suivant conduit aux différents genres :

I. — Pétales sans ligules.

- A. — Feuilles caulinaires vertes de la même forme que les feuilles radicales.
+ Pollen avec 2 pores. Feuilles presque inermes..... *Andrea*
+ + Pollen avec 4 pores. Feuilles très épineuses, rigides *Orthophytum*
- B. — Feuilles caulinaires et feuilles bractéales différentes
des feuilles radicales, membraneuses, colorées.

(1) Déposé le 23 mai 1935.

(2) C. Mez. *Bromeliacæ*, 1896.

a) Etamines nues.

1. Inflorescence composée.

- + Ovules peu nombreux dans les loges..... *Aræococcus*
- + + Ovules nombreux dans les loges.
 - × Fleurs en strobile extrêmement dense, très aplati *Hohenbergia*
 - × × Fleurs en inflorescence rameuse lâche ou encore en épi lâche.
 - O Placentas fixés à l'angle interne des loges *Wittmackia*
 - OO Placentas fixés apicalement dans les loges.. *Streptocalyx*

2. Inflorescence très simple, en épi.

- + Ovules longuement pédonculés. Inflorescence très dense, en forme de strobile..... *Chevalliera*
- + + Ovules mutiques au sommet. Inflorescence en épi plus lâche *Ronnbergia*
- b) Etamines couvertes de grandes écailles doubles .. *Androlepis*

II. — Pétales inférieurement couverts de ligules doubles.

A. — Tube épigyne nul, ovaire dépassant un peu par son sommet, entre les pétales *Acanthostachys*

B. — Tube épigyne, ovaire totalement entouré, habituellement infère.

- + Baies fructifères de l'inflorescence soudées entre elles et avec les bractées de l'axe..... *Ananas*
- + + Baies fructifères de l'inflorescence libres.

a) Grains de pollen à pores nombreux, plus de 5.

- × Fleurs habituellement pédicellées ; sépales hautement connés *Portea*
- × × Fleurs sessiles, sépales libres *Gravisia*

b) Grains de pollen à 2 pores polaires ou groupés en tétraèdre par quatre.

- × Sépales longuement aristés ou, s'ils sont inermes, les ovules sont très longuement pédonculés. Inflorescence paniculée ou simple *Echinca*
- × × Sépales inermes ou très obscurément aristés ; ovules obtus au sommet. Inflorescence toujours simple en épi..... *Quesnelia*

REVUE DES GENRES ET DES ESPÈCES

HOHENBERGIA Schult. f.

Les *Andrea* Mez. *Orthophytum* Beer, *Wittmackia* Mez, *Aræococcus* Brong., *Ronnbergia* Ed. Morr., sont peu ou pas cultivés et n'existent, pour la plupart, qu'en spécimens d'herbier.

Le genre *Hohenbergia* fut fondé par Schultes fils, sur le *H. stellata*. Baker avait fait rentrer dans le genre *Echinca* et y avait incorporé bon nombre d'espèces, notamment une partie de

espèces du genre *Hoplophyllum*, créé par Beer.

Mez restitue aux *Hohenbergia* le titre de genre, mais diminue son importance. Tel qu'il est compris par cet auteur, ce genre ne renferme que 17 espèces, parmi lesquelles figurent quelques types appartenant à l'ancien genre *Pironneava*, de Gaudichaud. Deux ou trois seulement sont réellement cultivées. Les espèces, anciennement groupées sous ce nom, sont réparties entre d'autres genres : *Æchmea*, etc. ; certaines d'entre elles forment le genre *Gravisiá*, créé par le broméliographe berlinois (*G. exsudans*, etc.), etc.

Voici les caractères des *Hohenbergia*, tel que le comprend Mez : Sépales libres jusqu'à la base ou très rarement légèrement connés, dressés pendant l'anthèse, enroulés à gauche ou plus rarement imbriqués, la marge couverte d'une aile très symétrique, avec sommet très souvent plus ou moins épineux, mucroné, le dos, sauf tout à fait à la base, plus ou moins tomenteux ou glabre. Pétales légèrement enroulés à droite pendant la préfloraison, mais très étroits, ouverts complètement pendant l'anthèse et libres jusqu'à la base ou à peine cohérents, concaves au sommet, pointe inerme, plane, habituellement éligulés. Étamines 6, porrigés pendant l'anthèse, filaments filiformes ou plus souvent un peu dilatés, subfoliés, dépassant un peu le style. Ovaire bien infère, glabre ou un peu tomenteux, à 3 loges, très fortement comprimé. Style épais ou filiforme, arrondi ou un peu triangulaire. Stigmate divisé en lobes courts, épaissément charnus, dressés, contournés, obtus au sommet.

Nous possédons les espèces suivantes :

H. augusta Mez (*Tillandsia augusta* Vell. ; *Æchmea augusta* Bak. ; *Hoplophyllum augustum* Beer ; *Pironneava glomerata* Gaud. ; *Æchmea multiceps* Bak. ; *Hohenbergia multiceps* Ed. Morr.). — Plante très ornementale.

Feuilles 12-20, en une rosette dense, dilatée à la base, longues de 40-60 cm., larges de 6-7 cm., rigides, coriaces, vert tendre, très légèrement tachetées sur la face, obscurément lépidotes, arrondies-obtuses au sommet, bordées de fines dents marginales. Pédoncule haut de 40 cm. Inflorescence lâche, de 18-25 cm. de long, formée d'épis globuleux, sessiles sur le rachis, ceux de la base pédonculés. Bractées ovales, pointues, verdâtres. Sépales coriaces, pétales bleu clair au sommet, deux fois aussi longs que les sépales. Ovaire glabre.

C'est sur cette plante que Gaudichaud créa le genre *Pironneava*.

H. ferruginea Carr. — Souvent cultivé sous le nom d'*Æchmea virens* Brong. et décrite sous ce nom par Baker. Synonymes : *Hohenbergia augusta* Ed. Morr., *Nidularium fragrans* Hort. ; *Guzmania maculata* Hort. — Plante voisine de la précédente, quoique plus belle et souvent confondue avec elle. L'*H. ferruginea* est plus fort dans toutes ses parties ; il possède des feuilles plus longues, plus dressées, plus écailleux, ce qui donne à l'ensemble une teinte plus glauque. Inflorescence multiflore, à rachis légèrement blanc tomenteux. Bractées concaves, pointues, verdâtres. Sépales coriaces légèrement tomenteux. Pétales blanchâtres. Ovaire plus ou moins blanc farineux.

STREPTOCALYX Beer.

Le genre *Streptocalyx* a été proposé par Beer, en 1854, et fondé sur un échantillon d'herbier, d'une Broméliacée inconnue, qu'il dénomma *S. Poeppigii*, et dont la singulière torsion du calice avait attiré son attention.

Il se distingue des *Æchmea*, non seulement par la torsion des sépales, libres, jusqu'à la base, mais aussi par l'absence d'écailles sur l'onglet des pétales, également, par les étamines libres et indépendantes de la corolle.

Mez décrit 7 espèces ; nous possé-

donc la suivante, très rare et probablement la seule cultivée.

S. Vallerandi Ed. Morr. (*Lamprococcus Vallerandi* Carr.). — Pl. col. et description dans la *Belg. Hort.*, 1883, p. 13. — Belle forte plante. Feuilles nombreuses, en grande rosette étalée, épaisses, coriaces, étalées-arquées lors de la floraison, longues de 75 cm. à 1 m. 25, larges de 4 cm., à larges gaines canaliculées, terminées en pointe, bordées de fines épines, vert clair faiblement marbré de vert foncé sur la face, le revers grisâtre et faiblement ligné. Inflorescence dressée ou légèrement contournée. Hampe de 20 cm. épaisse, rose poudrée de blanc, terminée par une grande panicule (45 cm.) serrée, portant de nombreux rameaux latéraux disposés en spirale à l'aisselle de bractées rose foncé, poudrées de blanc. Sépales succulents fortement contournés à droite, bleu violacé, terminé par une longue épine jaune, mince. Pétales bleus.

La *Belgique Horticole*, 1879, p. 42, donne sous le nom d'*Æchmea Fustenbergii* Morr. et Wittm., une belle planche coloriée d'une espèce qui a été rapportée par la suite au genre *Streptocalyx*. Cette espèce, qui n'existe probablement plus dans les cultures, se distingue de la précédente par des feuilles plus petites, par son inflorescence conique, au lieu d'être elliptique, par sa panicule sessile et par l'ampleur des feuilles bractéales.

CHEVELLIERA Gaud.

Le genre *Chevalliera* fut fondé en 1844, par Gaudichaud, sur deux Broméliacées : *Ch. sphærocephala* et *Ch. ornata*, qu'il avait trouvées au cours d'un voyage au Brésil.

Ce genre, très voisin des *Æchmea*, a été rattaché à ces derniers par Baker qui en a fait une section ou sous-genre. Ed. Morren, convaincu du bien fondé du genre créé par Gaudichaud, le conserve et y comprend plu-

sieurs espèces nouvellement introduites (1878). Il en est de même de Mez ; toutefois, ce dernier auteur ne conserve parmi les *Chevalliera*, que quatre espèces, dont les *Ch. sphærocephala* et *Ch. ornata* de Gaudichaud, actuellement inconnues en culture, le *Ch. comata* Mez, qui n'existe qu'à l'état d'herbier, et le *Ch. stephanophora* Mez, dont Morren avait fait un *Æchmea*.

Les autres espèces, souvent cultivées sous les noms de *Ch. Veitchi*, *Ch. crocophylla*, etc., et décrites sous ces noms par Morren, dans la *Belgique Horticole*, ont été rapportées à d'autres sections du grand genre *Æchmea*.

Le *Ch. stephanophora* Mez (*Æchmea stephanophora* Ed. Morr.) est la seule espèce cultivée du genre *Chevalliera*, ainsi que le comprend Mez. Elle est assez rare en culture. C'est une belle plante, forte et vigoureuse. Feuilles 20 ou plus, en une grande rosette lancéolées, canaliculées, gaine ovale, largement ouverte, longues de 75 cm. à un mètre, larges de 7-10 cm., coriaces, vertes sur la face et obscurément marquées de bandes transversales grises, écailleuses sur le revers, bordées d'épines marginales brunes et terminées par une pointe brune aiguë. Pédoncule épais, érigé, terminé par un capitule dense, oblong, de 30 cm. de long sur 7-8 cm. de diamètre. Bractées entières, ovales, vert brunâtre. Pétales plus longs que le calice, violet-bleuâtre, étalés seulement au sommet.

ANDROLEPIS Brong.

Le genre *Androlepis* fut fondé par Brongniart sur l'*A. Skinneri*.

Baker en fait une section des *Æchmea* et y englobe 10 espèces. Mez lui restitue le titre de genre et réduit à deux le nombre des espèces : celle mentionnée ci-dessus et une seconde espèce non cultivée.

L'A. Skinneri Brong. (*Æchmea Skinneri* Bak. ; *Æ. leucostachys* Bak. ; *Pothuava Skinneri* C. Koch ; *Billbergia*

Skinneri Hort. Linden.), est une belle plante, forte, ornementale. Feuilles environ 20 en une belle rosette, lancéolées, avec une gaine ovale, ouverte, canaliculée, longues de 60-80 cm., larges de 5-8 cm., vertes au-dessus, légèrement écailleuses en dessous, teintées de vert rougeâtre sur les bords et à la base, bordées de fines épines rapprochées. Fleurs à pétales jaunes, disposées en panicule sub-cylindrique, de 30 cm. de longueur et 6-8 cm. de diamètre, à rachis fort, verdâtre, porté sur une hampe robuste de 40 cm., garnie de bractées pâles, lancéolées et apprimées.

ACANTHOSTACHYS Kl.

Ce genre ne renferme qu'une seule espèce, l'*A. strobilacea* Kl. (*Hohenbergia strobilacea* Rœm. et Schult.) de peu de valeur ornementale, mais curieuse par son feuillage dur, jonciforme, retombant, et qu'on peut utiliser comme plante de suspension ou pour la garniture des troncs d'arbre.

C'est une plante cespiteuse, formant de larges touffes de longues (50-60 cm.) feuilles radicales, peu nombreuses, retombantes, étroites, très épaisses, coriaces, fortement canaliculées, terminées par une longue pointe acérée, vert foncé, obscurément écailleuses sur le revers, bordées de petites dents espacées. Fleurs jaunes insignifiantes, à l'aiselle de bractées vermillon, dures et épineuses, formant un court épi strobiliforme, inséré sur une longue hampe cylindrique décombante, prolongée par deux folioles allongées, de même forme et de même nature que les feuilles, insérées à la base de l'épi.

ANANAS Adans.

L'*Ananas* (*Ananassa* Lindl.) est la plus ancienne Broméliacée mentionnée dans les ouvrages. La première description et la première figure publiée datent de 1535, époque à laquelle on en connaissait déjà trois variétés.

Il s'agit évidemment ici de l'*A. sativus* Schult. f. ou Ananas cultivé pour ses fruits. De nombreuses variétés sont actuellement connues ; elles doivent leur accroissement en longueur et en diamètre et leurs qualités, à une hypertrophie de toutes les parties du fruit, axe compris, caractères obtenus par la culture. Nous n'avons pas à nous occuper de ces variétés qui intéressent uniquement les cultures industrielles coloniales ; nous nous bornerons à l'étude des espèces et formes horticoles ornementales.

Baker, et avant lui Beer et Morren, décrivent plusieurs espèces d'*Ananas*. Mez n'en admet qu'une seule, l'*A. sativus* Schult. f., et considère les autres soit comme des formes d'origine culturale : *A. lucidus* Mill., *A. debilis* Lindl., etc., et des variétés horticoles ornementales, les autres comme des formes spontanées (*A. bracteatus* Lindl., *A. macrodontes* Ed. Morr., etc.).

Il est possible, si l'on se place au point de vue strictement botanique, que toutes ces espèces doivent être rattachées à l'*A. sativus* pris dans un sens large. Il n'en est pas moins vrai cependant que le port et les caractères de certaines d'entre elles sont tellement différents, qu'il est préférable, au point de vue horticole, de les en séparer. Pour cette raison, nous adopterons l'ordre établi par Baker.

Les *Ananas* se rapprochent des *Bromelia* par le port et leurs feuilles épineuses. Les fleurs sessiles, violettes ou purpurines sont groupées en un épi strobiliforme au sommet d'une hampe centrale et surmonté d'une couronne de feuilles.

Les trois espèces suivantes nous paraissent suffisamment distinctes :

A. sativus Schult. f. (*Bromelia Ananas* L. ; *B. sylvestris* Vell.). — C'est la plante qui a donné naissance aux nombreuses variétés cultivées pour leurs fruits.

Nous ne nous y arrêterons pas, car

elles n'appartiennent pas à l'Horticulture ornementale. Nous signalerons les variétés horticoles suivantes, très appréciées des horticulteurs par la panachure de leur feuillage :

A. sativus, var. *Porteanus* Hort. (*A. Porteana* C. Koch). — Feuilles érigées, épineuses sur les bords, vert olive, parcourues sur toute leur longueur par une large bande médiane jaune. (Pl. col. Belg. Hort., 1872, p. 193). Il a une tendance à redevenir vert, surtout vers l'époque de la floraison.

A. sativus var. *penangensis* Hort. — Plante analogue à la précédente, mais elle lui est supérieure par ses feuilles largement bordées de blanc crème et teintées de rouge à la base et sur les bords. Cette variété doit être la même que celle désignée sous le nom d'*A. sativus variegatus* Bojer.

A. sativus var. *cochinchinensis* Hort., a des feuilles bordées de jaune.

L'A. microcephalus Hort. (*A. microcarpus* Hort.) est une petite forme naine, peu ornementale, donnant un petit fruit globuleux, représentant peut-être, le type sauvagé primitif.

L'Acanthostachys ananassoides Bak., décrit sous ce nom par Baker, doit être, d'après Mez., considéré comme appartenant au type *A. sativus* Schult. f.

A. bracteata Lindl. (*Ananassa Lageraria* Schult. ; *Bromelia Lageraria* Aruda). — Belle et grande plante vigoureuse, à feuilles très nombreuses, dressées, les inférieures recourbées, longues de 1 m. à 1 m. 50, larges de 3-4 cm., peu engainantes à la base, canaliculées, vert gai souvent teintées de brun clair à la base, légèrement glaucescentes, bordées d'épines aiguës, moyennes, rapprochées, toutes dirigées vers le haut. Fleurs violettes, accompagnées de bractées rouge vif, disposées en épi strobiliforme, dense oblong, de 10-12 cm. de longueur, sur une hampe de 40 cm. de hauteur, garnie de bractées rouges. Le fruit est acide, presque immangeable.

A. macrodontes Ed. Morr. (*Bromelia*

macrocosa Hort. ; *B. undulata* Hort.).

— Cette espèce, que Mez rapporte à *L'A. bracteata* Lindl., en est cependant bien distinct par son port. C'est une plante stolonifère, différente de la précédente par ses feuilles plus coriaces, plus courtes, plus larges, plus étalées, profondément ployées en gouttière dans la ligne médiane avec les bords reployés, armées de fortes épines acérées et crochues, les inférieures dirigées vers le bas, les autres tournées vers le haut, vert foncé à la face supérieure, le revers très glauque. Hampe dressée, de 25-30 cm., épaisse, rouge furfurescente, garnies de bractées spinescentes. Inflorescence en un gros épi strobiliforme, conique, entouré à la base de feuilles bractéales épineuses, jaune fauve. Fleurs rougeâtres accompagnées de bractées rougeâtres. Pour obtenir la fructification de cette espèce, très désagréable à manier, il faut supprimer les rejets latéraux dès leur apparition et avoir recours aux engrais liquides.

PORTEA Brong.

Le genre *Portea* ne renferme que trois espèces ; les deux suivantes sont les seules cultivées. Ce sont des plantes à larges feuilles, longues, rigides, canaliculées, dentelées sur les bords. Les fleurs sont disposées en épi terminal, compact, long ou court, stipulé, à bractées grandes et colorées. A l'aisselle de celles-ci, se trouvent une ou plusieurs fleurs. Sépales obovales, formant un tube bien distinct au sommet de l'ovaire. Pétales ligulés à la base, beaucoup plus longs que le calice, tordus en forme de languette et s'étalant largement à leur complet développement. Etamines : 3 fixées au sommet du tube du calice, 3 insérées à la base des pétales.

Portea kermesina Brong. (*Billbergia Brongniartii* Regel ; *B. rubicunda* C. Koch). — C'est l'espèce la plus jolie et la plus répandue, remarquable par ses feuilles colorées, ses fleurs et les bractées de son inflorescence. Feuilles

8-10, en rosette, fortement dilatées et renflées en outre à la base, puis loriformes, canaliculées, longues de 50 cm., larges de 5 cm., raides, dentelées sur les bords et terminées par une forte épine, rouge pourpre sur le dos, fortement maculées de brun pourpre sur la face. Fleurs bleu violacé groupées en un épi paniculé, oblong, serré, érigé, entourées de bractées rose pourpre brillant, au sommet d'une hampe longue de 15 cm. et garnie de feuilles bractéales de même couleur.

P. petropolitana Mez (*Echmea petropolitana* Wavra ; *Portea Glaziovii* Bak. ; *Streptocalyx podantha* Bak.). — Espèce moins belle que la précédente, à feuilles plus grandes, vert foncé, épineuses ; inflorescence subcylindrique en une panicule lâche formée de fleurs bleues, entourées de petites bractées rougeâtres.

GRAVISIA Mez.

Ce genre, tout nouveau, fut créé par Mez, en l'honneur de M. A. Gravis, professeur émérite à l'Université de Liège, pour grouper quatre espèces détachées des *Æchmea* Ruiz et Pav. et des *Hohenbergia* Schult. f. et que Baker avait incorporé dans le sous-genre *Pironneava*.

Le broméliographe berlinois le caractérise comme suit : Sépales habituellement libres jusqu'à la base, nettement érigés, enroulés à gauche, au sommet très brièvement mucroné, latéralement et asymétriquement prolongé par une aile assez visible, glabres ou plus ou moins tomenteux dorsalement. Pétales habituellement libres jusqu'à la base, enroulés à droite, disposés régulièrement et strictement érigés en tube cylindrique sous les anthères, formant seulement une petite ouverture au sommet, portant près de la base de doubles ligules apparentes, tronquées vers le haut, largement crénelées ou plus ou moins profondément incisées. Etamines incluses pendant l'anthèse. Filaments externes libres et insérées entre

les pétales ; filaments internes connés sur une plus ou moins grande hauteur avec les pétales. Anthères déhiscentes, introrsées, dorsifixées presque au milieu. Ovaire triloculaire, habituellement infère, sessile, sub-cylindrique ou plus ou moins triangulaire, glabre, tomenteux ou cireux dans une seule espèce. Style égalant presque les pétales ; stigmates franchement à lobes contordus.

Belles plantes acaules. Feuilles en rosette très dense, très visiblement vaginées, à base dilatée, couvertes de chaque côté d'écailles brunes, linéaires, marges garnies de petites épines, sommet pointu et prolongé par un mucron acéré. Hampe sortant du centre de la rosette foliaire, couverte à la base de feuilles bractéales. Inflorescence paniculée, bi- ou tripennée, multiflore, glabre ou légèrement tomenteuse. Pétales jaune fauve ou orangés.

Nous cultivons les trois espèces suivantes :

G. aquilega Mez (*Æchmea aquilega* Griseb. ; *Bromelia aquilega* Salisb. ; *B. bracteata* Ait. ; *B. surinamensis* Miq. ; *Æchmea Meyerii* Bak. ; *Æ. aquilegioides* O. Kuntze). — Belle plante. Feuilles environ 20 en rosette dense, lancéolées, base engainante ovale, dilatée, longues de 60-90 cm., larges de 4-6 cm., coriaces, canaliculées, vertes au-dessus, légèrement écailleuses en dessous, bordées d'épines moyennes, brunes. Pédoncule épais, 50-60 cm. de haut, garni de bractées rouge brillant et terminé par une panicule de 20-30 cm., dont les ramifications inférieures sont accompagnées de feuilles bractéales rouges. Pétales jaunes.

G. chrysocoma Mez (*Æchmea chrysocoma* Bak. ; *Hohenbergia chrysocoma* Ed. Morr.). — Feuilles environ 20 en rosette, en lanière, gaine élargie, longues de 60-80 cm. larges de 35-40 mm., les intérieures subérigées, les extérieures récurvées, vert clair-jaunâtre et très légèrement écailleuses sur le revers, brusquement terminées en pointe

au sommet, bordées d'épines moyennes, brunes. Pédoncule mince, érigé, long de 45-50 cm. ; feuilles bractéales supérieures érigées, rouge brillant. Inflorescence : capitule composé de quelques épis denses, strobiliformes. Bractées et fleurs jaune brillant.

G. exsudans Mez (*Bromelia exsudans* Lodd. ; *Tillandsia exsudans* Desf. ; *Hohenbergia exsudans* Ed. Morr. ; *Æchmea exsudans* Bak. ; *Hohenbergia capitata* Schult. f. ; *Æchmea capitata* Griseb. ; *Bromelia paniculigera* Reichb. ; *B. paniculata* Steud. ; *Hoplophytum paniculatum* Beer). — (Pl. col. Belg. Hort., 1879, p. 352). Feuilles en rosette lâche, dressées, légèrement arquées, à gaine ovale, large et courte, longues de 70-90 cm., larges de 35 mm., coriaces, canaliculées, vert foncé, fortement écailleuses blanc en dessous, un peu moins au-dessus, brusquement mucronées au sommet, bordées de fortes épines noires sur la gaine, plus petites et plus espacées sur le limbe. Pédoncule dressé de 40-50 cm. de haut ; feuilles bractéales rouge brillant. Fleurs en un capitule dense, globuleux, de 8-10 cm. de diamètre, formé de 5-6 épillets, accompagnées de feuilles bractéales jaune verdâtre excrétant une substance blanche cireuse. Bractées florales jaune citron, et fleurs couleur orange.

ÆCHMEA Ruiz et Pav.

Genre très important, comprenant de nombreuses espèces groupées en sous-genres ou sections. La plupart de ces plantes présentent de grandes qualités décoratives et si bon nombre d'entre elles ne sont pas cultivées, il en est qui sont l'objet d'un commerce important, tel est notamment le cas de l'*A. fasciata* Bak., mieux connu sous le nom erroné de *Billbergia rhodocyanea* Lem.

Fondé par les botanistes espagnols Ruiz et Pavon, à l'occasion de la découverte de l'*A. paniculata*, le genre *Æchmea* connaît bien des vicissitu-

des. Des nombreuses espèces, groupées sous ce nom, Beer en détache un certain nombre qu'il classa dans les genres *Lamprococcus* et *Hoplophytum*. D'autres genres encore furent créés par divers auteurs, tels les *Hohenbergia*, par Schultes fils, *Chevalliera* par Gaudichaud, *Pironneana* par Gaudichaud, *Androlepis* par Brongniart, etc., mais Baker les fait rentrer à titre de sous-genre ou de section, dans le grand genre *Æchmea*. Mez, au contraire, les en sépare et leur conserve la valeur générique que leur avait attribuée les auteurs précités. D'autre part, il donne au genre *Æchmea* une plus grande importance que tous les auteurs précédents et y incorpore, à côté de sections ou sous-genres nouveaux, plusieurs genres créés par différents auteurs : *Lamprococcus* Beer et *Hoplophytum* Beer, déjà cités, *Pothuava* Gaudichaud, *Ortgiesia* Regel, *Macrochordium* De Vriese, etc.

Voici, d'après Mez, les caractères génériques des *Æchmea* : Fleurs hermaphrodites. Sépales tantôt entièrement libres, tantôt connés sur une hauteur plus ou moins grande, enroulés à gauche ; le plus souvent, les sépales sont latéralement prolongés par une aile dilatée asymétrique ou très rarement à peu près symétrique, terminés au sommet par un mucron bien visible ; ils sont un peu tomenteux ou écailleux, rarement entièrement inermes ou glabres. Pétales enroulés à droite pendant la préfloraison, toujours disposés irrégulièrement, habituellement libres jusqu'à la base, connivents en un tube le plus souvent cylindrique, dilatés en forme d'ongle ou bien en une lame étroite, linéaire, à sommet arrondi ou aigu ou en forme de mucron épineux muni à la base d'une ligule double. Étamines 6, incluses entre les pétales pendant l'anthèse, toujours courtes ; dans la série I, les filets sont libres ; ils sont toujours plus ou moins longuement connés avec les pétales ou libres avec les pétales dans la série II. An-

thères dorsifixes. Ovaire infère, glabre ou écailleux. Style plus court que les étamines. Stigmate terminé par des lobes linéaires très souvent spiralés. Baie subcoriace ou charnue, couronnée par les sépales persistants. Graines petites, fauves ou noires, rugueuses. Plantes acaules, habituellement épiphytes. Feuilles disposées en rosette dense, dilatées et vaginées à la base, linéaires, bordées d'épines, souvent écailleuses sur le revers, rarement marquées de bandelettes. Hémpe bien visible ou très rarement très courte, ornée de bractées colorées et très souvent rubescentes. Inflorescence très variable, simple, le plus souvent en épi très dense, distique ou divergent ou encore composée paniculée. Fleurs sessiles, rarement pédicellées, de coloration très variable.

Genre très vaste, habitant toute l'Amérique tropicale, renfermant de nombreuses espèces groupées en de nombreux sous-genres.

Beaucoup d'*Echmea* ne sont connus que comme spécimens d'herbier ; d'autres ne se rencontrent que dans les collections spéciales des Jardins Botaniques. Quelques-uns sont propagés par les horticulteurs et font l'objet de transactions importantes.

Les espèces que nous allons passer en revue sont, pour la plupart, cultivées au Jardin Botanique de Liège.

Sous-genre : *Podæchmea* Mez.

Ne renferme que quelques espèces, dont deux, la seconde surtout, méritent d'être mieux connues. Fleurs très manifestement pédicellées ; sépales mucronés au sommet. Pétales rouges ou rarement jaunes ; bractéoles inermes, très petites, filiformes, flasques. Inflorescence toujours paniculée, écailleuse-furfurescente.

Æ. mexicana Bak. (*Hoplophytum grande* Ed. Morr. ; *Guzmania grandis* Hort. Linden.). — Belle espèce, forte et distincte ; feuilles nombreuses en rosette largement ouverte, longues de 60 cm., larges de 70-80 mm., vertes tein-

ties de brun sur la face, obscurément écailleuses sur le revers, bordées de fines épines. Pédoncule fort, érigé, purpuréscent, long de 30 cm. Inflorescence multiflore, paniculée, cylindrique-obovée, de 25-30 cm. de long et 12 cm. de large, avec les rachis furfurescentes bruns, pédicellées, corolles blanches et pétales cramoisi brillant.

Æ. cærulescens Bak. (*Lamprococcus cærulescens* Reg. ; *Hoplophytum cærulescens* Ed. Morr. ; *Æ. Luddemanniana* Brong. (1) ; *Pironneata Luddemanniana* C. Koch ; *Æ. cærulea* Ed. Morr.). — Belle espèce intéressante par ses fruits (baies) charnus, oblongs, 10-12 mm. de long, blanc et bleu de ciel, de longue durée. Feuilles en rosette, longues de 35 cm., larges de 45 mm., vert sur la face, obscurément écailleuses sur le revers, bordées de fines épines. Pédoncule long de 30 cm., érigé, terminé par un bouquet dense de 15 cm. de long, de fleurs pédoncillées à pétales rouges. Mérite d'être plus cultivé.

Sous-genre : *Lamprococcus*
Benth. et Hook. f.

Groupe très intéressant, renfermant des plantes bien distinctes, très ornementales et fréquemment cultivées. Fleurs habituellement sessiles ; ligules des pétales bien étalées. Inflorescence paniculée à rameaux floraux divergents. Sépales absolument inermes au sommet. Follen à 4 pores ou plus rarement à 2 pores.

Æ. Weilbachii Dietr. (*Lamprococcus Weilbachii* Ed. Morr. ; *L. Laurentianus* C. Koch ; *Æ. subinervis* Bak. ; *Quesnelia Glaziovii* Bak.). (Pl. col. Belg. Hort., 1861, p. 305). — Feuilles dressées, étroites, oblongues, aiguës, rétrécies dans leur partie moyenne, for-

(1) Sous le nom de *Hoplophytum Luddemanniana*, nous cultivons une plante différente de l'*Æ. cærulescens*. Les feuilles sont étroites et canaliculées, longues et étroites, vertes au dessus, légèrement écailleuses et marquées sur les deux faces de nombreuses taches brunes. Fleurs inconnues.

tement engainantes et épineuses à la base, d'un beau vert luisant. Fleurs à calice rouge feu et à corolle bleu violacé, disposées en épi composé au sommet d'une hampe grêle, rigide, rouge écarlate, garnie de bractées rouge vermillon.

Nous en possédons une belle variété :

Æ. Weibachii leodiensis Hort., ne différant du type que par ses feuilles lavées de violet brun, à la base surtout, maculées rouge sang et par les bractées de l'inflorescence qui sont rouge écarlate, teintées de violet et de vert.

Æ. marmorata Mez (*Billbergia marmorata* Lem. ; *Libonia marmorata* Lem. ; *Quesnelia effusa* Linden ; *Billbergia vittata* Bak. ; *B. speciosa* Wittm.). — Belle espèce à feuilles panachées, classée par la plupart des auteurs dans le genre *Billbergia*. Lemaire, qui l'a décrite sous le nom de *Billbergia marmorata* (Ill. Hort., 1855, t. 48), l'estime cependant suffisamment distincte pour devenir le type d'un genre nouveau qu'il dénomme *Libonia*. Mez le range parmi les *Æchmea* du groupe *Lamprococcus*.

Feuilles peu nombreuses, dressées, rigides, larges, en lanière, tronquées et mucronées au sommet, épineuses, vert grisâtre, fortement zébrées et maculées de vert brunâtre et de brun rougeâtre. Fleurs sessiles, vertes à la base (ovaire) et bleu violacé au sommet, disposées en une panicule rameuse dépassant les feuilles et portant de grandes bractées oblongues rouge brillant.

Æ. fulgens Brong. (*Lamprococcus fulgens* Beer). — Petite esuèce à feuilles ensiformes, canaliculées, récurvées, brusquement obtuses, très finement dentées, vertes, légèrement glaucescentes, en dessous surtout. Hampe forte, dressée, écarlate, terminée par une panicule rameuse, plus courte que les feuilles. Fleurs à calice rouge corail et à corolle bleue.

Nous cultivons deux variétés :

Æ. f. discolor Beer (*Æ. discolor*

Hook.) ; plante plus forte que le type à feuilles plus allongées, vert plus foncé sur la face, moins glaucescentes, pourpre violacé en dessous.

Æ. f. Thibauti Hort. leod. ; plante plus forte que le type, à feuilles dressées, vert plus foncé au-dessus, pourpre violacé en dessous, le tout couvert, sur le revers surtout, d'une épaisse pruine blanche. Fleurs plus foncées.

Æ. miniata Bak. (*Lamprococcus miniatus* Beer ; *Æ. fulgens* Hort. ann. gand. (non Brong.). — Petite espèce à feuilles vertes, lustrées, étalées ; hampe peu élevée, rouge, terminée par un épi composé ; fleurs violettes à la base, rouge feu au sommet.

Nous possédons une très jolie variété : *Æ. m. discolor* Hort., distincte du type par son feuillage pourpre violacé sur le revers.

Les espèces suivantes sont plus rares, quoique intéressantes :

Æ. glomerata Mez (*Lamprococcus glomerata* Beer ; *Æ. conglomerata* Bak.). — Espèce stolonifère à feuilles d'un vert lustré, brunâtres et pruinées en dessous, canaliculées dans leur partie inférieure. Hampe mince, rougeâtre, terminée par une petite panicule de fleurs rouges à la base, violettes au milieu, rouge sang au sommet.

Dans la variété *discolor*, le revers des feuilles est brun-rougeâtre.

Æ. corallina Brong. (*Lamprococcus corallina* Beer). — Espèce voisine de l'*Æ. fulgens*, à feuilles peu nombreuses, vertes sur les deux faces, finement dentées. Hampe courte avec les rachis et rameaux de l'inflorescence jaune sale, les ovaires et le calice rouge corail vif et les pétales blancs.

Æ. brachycaulis Baker (*Lamprococcus brachycaulis* Ed. Morr.). — Espèce à feuilles longues, peu nombreuses, étalées, divergentes, vert foncé sur la face, pourpre violacé sur le revers, finement dentées. Fleurs en capitule oblong, ovaire et calice rouge brillant, pétales blanchâtres.

Sous-genre *Hoplophytum*

Ce groupe, très important autrefois, sous son titre générique, fut réduit par Mez à quelques espèces dont les suivantes sont probablement les seules cultivées. Il est caractérisé comme suit : Fleurs habituellement sessiles ; bractées entières, apparentes. Ligules des pétales parfaitement étalés. Inflorescence composée, plus ou moins distinctement paniculée ou très rarement en épi simple. Sépales plus ou moins longuement connés à la base avec sommet légèrement épineux. Pollen à deux pores ou très rarement à quatre pores.

Æ. suaveolens Kn. et Westc. (*Hoplophytum suaveolens* Beer ; *Billbergia purpureo-rosea* Hook. ; *Hoplophytum purpureo-rosea* Beer ; *Æ. purpurea-rosea* Wavra ; *Bromelia albo-rosea* Lem. ; *Æ. rosea* Hort.). — Feuilles peu nombreuses, dressées, en une longue rosette utriculaire, les extérieures récurvées, de 50-60 cm. de long, 35-40 mm. de large, épaisses, coriaces et très épineuses vertes sur les deux faces, se rétrécissant graduellement jusqu'au sommet. Hampe grêle. Fleurs rouge pourpre, en une panicule dense, oblongue.

Æ. caelestis Ed. Morr. (*Hoplophytum caeleste* C. Koch ; *Billbergia caelestis* Hort. ; *Hohenbergia caelestis* Bak.). — Feuilles en lanières, canaliculées, finement épineuses, obscurément zonées en dessous. Fleurs en panicule pyramidale, compacte, à rachis floconneux ; calice rouge pâle, pétales bleu de ciel. Baies noires.

Æ. candida Ed. Morr. — Petite espèce, rare, à feuilles vertes, écailleuses, blanc sur le revers. Fleurs blanches en panicule deltoïde. Baies blanches ornementales.

Sous-genre *Euæchmea*

Ce groupe renferme bon nombre d'espèces, malheureusement, la plupart ne sont pas cultivées.

Mez lui attribue les caractères suivants : Inflorescence composée, tou-

jours distinctement paniculée. Bractées florales apparentes, entières, légèrement mucronées au sommet. Fleurs habituellement sessiles, toutes ou presque toutes exsertes. Sépales très souvent manifestement mucronés au sommet, libres ou à peine adhérents à la base. Ligules des pétales bien étalés.

Æ. paniculata Ruiz et Pav. — Feuilles 20-30, en rosette lâche, lancéolées, longues de 30 cm., larges de 5-6 cm., longuement terminées en pointe, fortement épineuses. Fleurs jaune verdâtre, en une grande panicule lâche.

Æ. spectabilis Brong. (*Pironneava spectabilis* C. Koch ; *Guzmania spectabilis* Hort. ; *Æ. flexuosa* Bak.). — Feuilles nombreuses, étalées, en lanière, canaliculées, dentées, longues de 70-80 cm., larges de 75 mm. Hampe de 40 cm., terminée par une ample panicule multiflore de 50-60 cm. Fleurs à ovaire et calice rose pâle et pétales roses.

Æ. panniculigera Griseb. (*Bromelia panniculigera* Sw. ; *Hohenbergia panniculigera* Bak. ; *Hoplophytum panniculigera* Beer. ; *Æ. Meriensis* Wittm. non Schult.). — Forte espèce à grandes feuilles, en rosette dense, longues de 75 à 90 cm., larges de 75 mm., coriaces, vert brillant, à épines moyennes. Hampe forte de 40-45 cm., couverte d'un tomentum blanc et garnie de bractées rouge vif. Fleurs pourprées, disposées en une grande panicule cylindrique de 30-40 cm. de long sur 6-8 cm. de largeur.

Æ. ramosa Mart. (*Æ. Reukartiana* Hort. Leod. ; *Æ. platynema* Bak. ; *Pironneava ramosa* Wavra). — Espèce rare de forte dimension. Feuilles glaucescentes, canaliculées, épineuses, en rosette dense. Inflorescence dressée, en panicule multiflore, atteignant 1 mètre et plus, à rachis rouge corail. Fleurs tubuleuses, fugaces, jaune orangé, suivies par des fruits globuleux, de la grosseur d'un petit pois, jaune orangé, ornementaux, longuement persistants.

Æ. gigantea Bak. (*Hoplophytum giganteum* Ed. Morr. ; *Billbergia gigantea* Hort.). — Espèce rare à feuilles dressées, longues de 1 mètre et plus, larges de 75 mm., vertes, plus ou moins teintées de rose sur les deux faces, épineuses, conniventes à la base. Hampe robuste, dressée, environ 30 cm. de long, cachée par les feuilles conniventes, garnie de feuilles bractéales rougeâtres. Epi densiflore, d'abord globuleux, puis oblong, accompagné de bractées rouge brunâtre. Fleurs blanchâtres.

Æ. bracteata Mez non Griseb. (*Bromelia bracteata* Sw. ; *Æ. Schiedeana* Schldl. ; *Æ. macracantha* Brong. ; *Æ. Barleei* Bak. ; *Æ. regularis* Bak. ; *Æ. isabellina* Bak. ; *Æ. laxiflora* Bak. ; *Hoplophytum panniculatum* Beer ; *Hohenbergia laxiflora* Bak.). — L'identité de cette espèce et de ses synonymes a été, semble-t-il, fort discutée par les auteurs.

Sous le nom d'*Æ. bracteata* Mez non Griseb., le bromélographe Mez a groupé quelques plantes dont certaines sont considérées, par Baker, comme des espèces différentes. Ce dernier décrit séparément l'*Æ. Berleei* Bak. et l'*Æ. Schiedeana* Schldl., auquel il donne comme synonyme l'*Æ. macracantha* Brong. Il décrit aussi un *Æ. bracteata* Griseb. non Mez, que Mez rapporte comme synonyme à l'*Æ. dichlamidea* Bak. que nous ne possédons pas.

Nous cultivons ces différentes plantes sous les noms mentionnés ci-dessus. Nous ne trouvons aucune différence entre les *Æ. bracteata* Mez et *Æ. Barleei* Bak. ; il en est de même entre les *Æ. Schiedeana* Schldl. et *Æ. macracantha* Brong. Tout en présentant le même port et les mêmes caractères généraux, ces deux groupes de plantes se distinguent entre eux par certains caractères secondaires, insuffisants peut-être pour les faire admettre comme des espèces différentes, mais assez marqués cependant pour les distinguer l'un de l'autre.

Les *Æ. bracteata* et *Æ. Barleei* ont un feuillage vert pâle, légèrement blanc, écailleux en dessous, et des épines fortes, vert jaunâtre. Chez les *Æ. Schiedeana* et *Æ. macracantha*, les feuilles sont plus longues, plus arquées, assez fortement teintées et maculées de brun-rougeâtre, avec des épines brun-noirâtre. Cette coloration se marque surtout sur les jeunes pousses. Nous n'avons pu comparer les fleurs, mais la différence de coloration que nous observons dans le feuillage des plantes des deux groupes, se retrouve dans l'axe floral et dans les feuilles bractéales, plus vivement colorées dans le second groupe que dans le premier. Les fruits nous paraissent identiques, avec la seule différence que la bractée du groupe *Schiedeana* est plus forte et plus colorée que celle des plantes du groupe *bracteata*.

L'*Æ. bracteata* Mez est une forte plante à feuilles coriaces, fortement épineuses. Panicule à rachis pubescent plus ou moins coloré et garni de grandes bractées lancéolées, rouges. Fleurs jaune pâle.

Sous-genre *Platyæchmea*
Benth. et Hook. f.

Inflorescence composée, toujours distinctement paniculée. Bractées florales très apparentes, toujours manifestement distiques, un peu mucronées au sommet, longuement connées par leur marge avec les cavités de l'axe avec lesquelles elles forment des poches où se trouvent les fleurs. Fleurs habituellement sessiles. Sépales mucronés au sommet, libres ou le plus souvent plus ou moins longuement connés à la base. Ligules des pétales bien étalées.

Æ. serrata Mez (*Æ. Plumieri* Ed. Morr. ; *Æ. martinicensis* Bak. ; *Tillandsia serrata* L. ; *Caraguala serrata* Ruiz et Pav. ; *Platystachys Plumieri* Beer ; *Caraguata clavata* Plum.). — Jolie espèce rare, ornementale, de force moyenne, à feuilles nombreuses, dressées-étalées, en rosette dense, vert luisant sur les

deux faces, légèrement écailleuses, longues de 60 cm., larges de 35 mm., bordées de dents fines, nombreuses et serrées. Hampe dressée; fleurs en panicule compacte, ovoïde, avec des bractées finement dentées.

Æ. Wittmackiana Mez (*Æ. jucunda* Ed. Morr.; *Quesnelia Wittmackiana* Reg.). — Feuilles longues de 30-40 cm., larges de 20-25 mm., dressées, vertes sur la face, écailleuses blanc sur le revers, avec quelques bandes transversales, très finement dentées. Hampe grêle, dépassant les feuilles; petite panicule de fleurs rouges à la base, lilas au sommet, accompagnées de petites bractées rouges.

Æ. pulchella Ed. Morr. — Rare espèce à feuilles longues et étroites, vertes, écailleuses en dessous surtout, finement épineuses. Fleurs à pétales bleus avec un ovaire blanc tomenteux, en panicule dense, ovale. Ressemble à l'espèce suivante, mais les feuilles sont moins épaisses, moins coriaces et moins glauques.

Æ. distichantha Lem. (*Hoplophytum distichanthum* Beer; *Hohenbergia distichantha* Bak.; *Billbergia polystachya* Paxt.). — Belle grande plante à longues feuilles (75 cm.), glauques, dressées-arquées, étroites (20-25 mm.), oblongues, rétrécies en pointe aiguë et munies d'épines distinctes, rouge brun. Fleurs à sépales roses, pétales pourpre vif, groupées en une panicule oblongue, dense, garnie de bractées rouge vif sur une hampe de 50-60 cm.

Il existe une variété : *Æ. d. Schlumbergeri* Ed. Morr.; plante plus forte que le type dans toutes ses parties, mais moins glauque.

Æ. polystachya Mez (*Chevalliera grandiceps* Griseb.; *Hoplophytum polystachya* Beer; *Æ. grandiceps* Mez; *Æ. brasiliensis* Reg.; *Æ. Glaziovii* Bak.; *Quesnelia distichantha* Linden; *Æ. distichantha* f. *Hookeri* Lem.). — Belle espèce de force moyenne. Feuilles nombreuses, dressées-arquées, loriformes,

longues de 45 cm. (75 cm. d'après Mez), étroites (3 cm.), finement épineuses, vertes sur la face, écailleuses blanc sur le revers, canaliculées dans la partie inférieure, sur une gaine longue, ovale. Fleurs à sépales rouges et à pétales lilacés, en une panicule contractée, ovale, dense.

Sous-genre *Ortgiesia* Mez

Inflorescence simple ou quelquefois en panicule composée, très dense; ramifications florales toujours divergentes. Bractées florales très finement dentées par leur marge ou bien un peu épineuses. Fleurs sessiles; sépales mucronés au sommet, assez longuement connés ou rarement libres. Pétales rouges, non mucronés au sommet; ligule bien étalée.

Æ. cæsia Ed. Morr. — Petite espèce à feuilles peu nombreuses (10-12) en longue rosette utriculaire, longues de 40 cm., larges de 30-35 mm., vertes sur la face, obscurément écailleuses blanc sur le revers, bordées d'épines noires, moyennes. Hampe grêle, de 30 cm. Fleurs lilas rougeâtre, avec des bractées rose, en une petite panicule dense dressée.

Æ. dealbata Ed. Morr. (*Hoplophytum dealbatum* Ed. Morr.). — Espèce voisine de l'*Æ. fasciata* Bak. et s'en différenciant par des feuilles moins larges, teintées de brun et une inflorescence plus petite.

Æ. fasciata Bak. (*Billbergia fasciata* Lindl.; *Hohenbergia fasciata* Ruiz et Pav.; *Hoplophytum fasciatum* Beer; *Billbergia rhodocyna* Lem.; *Æ. Leopoldii* Hort.; *Æ. rhodocyna* Wavra; *Quesnelia rhodocyna* Wavra). — Cette espèce, figurée dans la *Flore des Serres* de van Houtte, 1847, t. 207, fut décrite par Lemaire et appelée *Billbergia rhodocyna* Lem., nom sous lequel elle est cultivée sur une assez grande échelle à Gand.

C'est une excellente plante d'appartement, remarquable par ses feuilles assez

épaisses, rigides, dressées, canaliculées, recourbées au sommet, disposées en une sorte de cornet évasé, garnies sur les bords de dents épineuses et marquées sur les deux faces de zones transversales blanches et irrégulières. Les fleurs, d'abord bleu tendre, puis roses, sont groupées en une panicule capitulée, dense, de longue durée, sur une hampe forte, ne dépassant pas les feuilles, accompagnées de bractées roses, à bords épineux, plus longues que le périanthe.

Les horticulteurs gantois, qui ont adopté cette plante, sont parvenus à la faire fructifier et à en obtenir des graines qui leur permettent de mettre, chaque année, de nombreuses plantes sur le marché. Ces semis répétés ont fait varier l'espèce et les variations se manifestent dans la taille des plantes, les dimensions en longueur et en largeur des feuilles, le nombre et l'importance des bandes blanches qui ornent celles-ci.

Æ. Legrelleana Bak. (*Hohenbergia Legrelleana* Bak. ; *Portea Legrelleana* Benth. ; *Ortgiesia Legrelleana* Bak. ; *Macrochordium recurvatum* Kl. ; *Ortgiesia palleolata* Ed. Morr. ; *O. tillandsioides* var. *subexserta* Reg.). — Espèce naine de serre tempérée froide. Feuilles en rosette, ensiformes avec une base oblongue, longues de 30-40 cm., étroites (15 mm.), acuminées, rigides, coriaces, arquées, canaliculées, vertes sur la face, légèrement écailleuses sur le revers, bordées de fines épines dures, brunes. Hampe de 20 cm., garnie de feuilles bractéales, comme celles de la rosette, mais plus petites. Inflorescence en épi oblong, dense, de 6-8 cm. ; larges bractées florales rouge vif entourant des fleurs rouge pourpre.

Æ. Ortgiesii Bak. (*Ortgiesia tillandsioides* Reg. ; *Tillandsia rosea* Hort.). — Espèce naine, ressemblant à un *Tillandsia* par ses feuilles étroites, arquées, canaliculées, longuement acuminées, assez fermes, bordées de petites dents brunes, vertes en dessus, légè-

ment écailleuses en dessous. Fleurs rouge brillant, groupées en un capitule dense, entouré de bractées lancéolées rougeâtres.

Ces deux dernières espèces que Baker avait réunies aux *Ortgiesia*, sont caractérisées par un feuillage épineux, coriace et résistent très bien à l'air sec des appartements.

Sous-genre *Pothuava* Benth. et Hook. f.

Inflorescence très simple, à rameaux divergents ou très rarement en épi distique. Bractées florales entières ou plus rarement serrato-pectiné. Fleurs sessiles ; sépales un peu mucronés ou pointus au sommet, libres jusqu'à la base où ils sont connés, ovules très longuement pédonculés. Pétales non mucronés au sommet. Ligules basales ou insérées un peu plus haut et alors bien déroulées. Pollen à deux pores.

Æ. pectinata Bak. — Sous ce nom, Mez fond en une seule espèce les *Æ. pectinata* Bak. et *Æ. crocophylla* Bak., que Baker décrit séparément et qu'Ed. Morren avait appelé *Chevalliera crocophylla* Ed. Morr. C'est une forte plante à feuilles vert clair, parsemées de macules et de marbrures vert foncé, finement dentées, longues de 50 cm., larges de 60-65 mm. Fleurs petites, à pétales verts, réunies en un capitule globuleux compact, sur une hampe robuste, dressée au-dessus du feuillage.

Æ. Mariæ-Reginæ Wendl. — Grande et belle plante à feuilles longues de 80-90 cm., larges de 60 mm., vertes, légèrement blanchâtres au-dessus, teintées plus foncé sur la gaine, écailleuses blanc en dessous, canaliculées, rigides, dressées-arquées, bordées de fines épines. Hampe épaisse, dressée, 30 cm. de hauteur, couverte d'un tomentum blanc et garnie de feuilles bractéales réfléchies, rose vif. Fleurs bleues et violacées disposées en un épi oblong, densiflore.

Æ. Lalindei Lind. et Rod. (*Æ. gigas* Ed. Morr.). — Magnifique et rare es-

pèce voisine de la précédente, mais plus forte dans toutes ses parties. Inflorescence dressée au-dessus du feuillage, formant un gros épi densiflore, long de 15-20 cm., accompagné de grandes bractées florales, rose pourpre réfléchies. Fleurs verdâtres

Æ. Drakeana André. — Petite espèce à feuilles vert cendré, canaliculées, recourbées-ondulées, finement dentées. Hampe dressée, de 45 cm., colorée et tomenteuse, portant de jolies fleurs, longues de 4 cm., bleu de ciel au sommet, rouge vif à la base, disposées en un épi oblong, lâche.

Æ. Lindenii C. Koch (*Hoplophytum Lindenii* Wittm. ; *Tillandsia tetrastachya* Vell. ; *Hoplophytum tetrastachyum* Beer). — Espèce vigoureuse croissant en touffe, possédant des feuilles longues de 50 cm. à 1 m. 25 et plus, larges de 4-5 cm., rubaniformes, canaliculées, dressées, faiblement épineuses, coriaces, vert foncé et légèrement furfurescentes. Hampe plus courte que les feuilles, terminée par un épi densiflore, oblong. Fleurs à pétales jaune citron et à sépales orange, entourées de bractées rouges.

L'Æ. Lindenii nous apparaît comme une espèce polymorphe. Nous cultivons plusieurs plantes assez distinctes les unes des autres : chez les unes, les feuilles, plutôt étroites, n'atteignent pas plus de 60-80 cm. ; chez d'autres, au contraire, elles arrivent à 1 m. 20 et davantage. Chez une forme, que nous avons sous le nom d'*Æ. Lindenii robustum* Hort., les feuilles sont un peu plus larges, moyennement longues, d'un vert glaucescent plus foncé que dans le type. Il existe aussi une variété à longues feuilles rubannées et lignées de jaune crème sur les deux faces : *Æ. L. foliis variegatis* Hort.

Cette dernière variété ressemble beaucoup à la plante connue sous le nom de *Billbergia Forgetiana* Hort., du moins à l'une d'elles, car ici aussi, on constate des différences dans les carac-

tères de végétation. Certaines plantes présentent de longues feuilles, plutôt étroites, rubannées et lignées à la façon de notre *Æ. L. foliis variegatis*, avec cette différence toutefois que la panachure est plus marquée et plus vive. D'autres plantes sont plus trapues, les feuilles sont beaucoup plus courtes et aussi bien plus larges, plus obtuses, et la panachure plus voyante en ce sens que les bandes jaune crème, parfois presque blanches, sont plus larges et remplacent une partie des stries.

L'Æ. Lindenii foliis variegatis, plus particulièrement la forme connue sous le nom erroné de *Billbergia Forgetiana* Hort. (1) est une belle plante d'ornement, appréciée des amateurs.

Æ. calyculata Bak. (*Hoplophytum calyculatum* Beer ; *Hohenbergia calyculata* Bak. ; *Macrochordium nudiusculum* C. Koch ; *Macrochordium luteum* Reg. ; *Billbergia lutea* Linden. — Feuilles loriformes, ovales à la base, longues de 50-60 cm., peu rigides, vertes et légèrement écailleuses sur les deux faces, brusquement acuminées, très finement dentées. Fleurs jaunes, subsessiles, en épi globuleux, muni d'une collerette de bractées rouges, étroites, lancéolées, au sommet d'une hampe plus longue que les feuilles.

Æ. nudicaulis Griseb. (*Bromelia nudicaulis* L. ; *Billbergia nudicaulis* Lindl. ; *Hohenbergia nudicaulis* Bak. ; *Bromelia lutea* Meyer ; *Billbergia lutea* Schult. f. ; *Billbergia quadricolor* Hort. ; *B. pyramidata* Beer ; *Hoplophytum nudicaule* C. Koch ; *H. lanuginosum* Beer ; *Pothuava spicata* Gaud ; *Hoplophytum spicatum* Beer ; *H. uni-spicatum* Beer ; *Pothuava nudicaulis* Reg.). — Ancienne espèce, ainsi que l'indique le nombre des synonymes, variable de force et d'aspect. Feuilles en rosette utriculaire, coriaces, vertes et légèrement écailleuses en dessous, les jeunes

(1) Voir : Deux faux *Billbergia*, dans *Bull. Soc. Nat. Hort. de France*, 1931.

vert clair marquées de taches plus foncées, brusquement acuminées au sommet et bordées de dents brunes. Hampe grêle, garnie de bractées lancéolées rouge brillant. Fleurs à pétales jaune citron, en un épi dressé mais souvent pendant, laxiflore.

Nous cultivons une variété : *Æ. n. major* Hort. différant du type par ses feuilles moins nombreuses, plus longues et arquées-divariquées, vert foncé, luisantes au-dessus, teintées de brun et écailleuses en dessous et marquées, surtout vers la base, de bandes irrégulières blanc-grisâtre, transversales. La hampe est plus longue, garnie de bractées plus larges, avec un épi plus long.

L'*Æ. Cornui* Carr. signalé dans la *Revue horticole* (1885) est une forme à épi court, oblong, densiflore.

Æ. aureo-rosea Bak. (*Hoplophylum aureo-roseum* Ant. ; *Billbergia aureo-rosea* Hort. Linden. ; *Æ. nudicaulis* Lind.). — Espèce voisine de la précédente, à feuilles peu nombreuses, coriaces, plus étroites, vertes, légèrement écailleuses sur le revers. Hampé grêle, érigée, tomenteuse, garnie de feuilles bractéales cramoiisi brillant. Fleurs à pétales jaune rougeâtre, à calice et ovaire rouge brillant, en épi lâche, érigé.

Æ. van Houtteana Mez (*Echinostachys van Houtteana* van Houtte ; *Quesnelia van Houtteana* Ed. Morr ; *Macrochordium van Houtteanum* (Wittm.). — Plante vigoureuse à feuilles nombreuses, plus ou moins dressées, fermes et coriaces, longues de 50-70 cm., assez larges 4 cm., vertes sur les deux faces, parfois zébrées transversalement de gris à la face inférieure, gaine très large, souvent marbrée de brun ; limbe en courroie, canaliculé, lancéolé et fortement acuminé au sommet, bordé de fortes épines cornées, brunes, rapprochées. Hampe invaginée dans les feuilles centrales. Epi strobiliforme, long, épais, compact, dressé au-dessus du feuillage. Fleurs blanches à sommet

bleu, accompagnées de bractées rose vif, couvertes d'un duvet blanc.

Æ. Hystrix Ed. Morr. (*Echinostachys Hystrix* Wittm.). — Belle grande plante à feuilles nombreuses, dressées, coriaces, très rigides, longues (60-85 cm.), étroites (2 cm.), canaliculées, blanc écailleuses bordées d'épines dures courtes et terminées par un dard corné et aigu. Hampe dressée (45 cm.) garnies de feuilles bractéales dressées, rose vif, les supérieures encadrant l'inflorescence. Fleurs à ovaire et calice verdâtres, épineux, à pétales pourprés, épineux, entourées de petites bractées vertes, terminées par un long dard corné, raide, brun, groupées en un épi multiflore, compact, en forme de cône tronqué.

Æ. Pineliana Bak. (*Echinostachys Pinctiana* Brong. ; *Echinostachys rosea* Beer ; *Macrochordium Pinelianum* Lem.). — Feuilles loriformes, en rosette dense, longues de 30-35 cm., larges de 25-35 mm., mi-fermes, vertes sur la face, légèrement écailleuses blanc sur le revers, deltoïdes au sommet, bordées d'épines brunes. Pédoncule 30-45 cm. de long, garni de bractées lancéolées rouge brillant. Fleurs à pétales jaunes brillant, en un épi simple, court, densiflore.

Sous-genre *Macrochordium* Baker

Inflorescence très simple, en épi divergent. Bractéoles florales entières. Fleurs sessiles ; sommet des pétales toujours mutiques. Ligules des pétales très bien déroulées, insérées assez haut. Pollen à deux pores.

Ce groupe, assez bien distinct comme port et mode d'inflorescence, ne renferme que quelques espèces, la plupart d'intérêt secondaire au point de vue ornemental et au sujet desquelles les auteurs ne semblent pas d'accord.

Æ. bromeliifolia Bak. (*Tillandsia bromeliifolia* Rudge ; *Macrochordium bromeliifolium* Beer ; *Bromelia melanantha* Ker ; *Macrochordium melananthum* Beer ; *Billbergia clavata* Lindl. ;

Tillandsia vestita Willd. ; *Macrochordium tinctorium* De Vriese ; *Macrochordium strictum* Beer ; *Billbergia tinctoria* Ann. gand. (non Mart.). — Belle plante à feuilles nombreuses en rosette dense, vert brillant sur les deux faces, canaliculées, finement dentées, fortement réfléchies et planes dans le tiers supérieur. Fleurs jaune citron, puis brun-noir, entourées d'un tomentum cotonneux, en épi cylindrique très dense, sur une hampe érigée.

Æ. tinctoria Mez (*Bromelia tinctoria* Mart. ; *Billbergia tinctoria* Mart. ; *Æ. bromeliifolia* Bak. ; *Macrochordium macracanthum* Reg. ; *Æ. conspicuarmata* Bak.). — Espèce moins intéressante que la précédente, à feuilles plus coriaces, plus raides, plus dressées, fortement réfléchies dans le quart supérieur seulement, vertes au-dessus, écailleuses en dessous et bordées de fortes épines brunes. Fleurs jaune brillant, puis noires, en un épi globuleux, insérées sur un axe couvert d'un tomentum cotonneux.

Æ. pulchra Mez (*Macrochordium pulchrum* Beer ; *Billbergia tinctoria* Hort. paris, non Mart.) ; *Æ. macroneottia* Bak.). — Ressemble, en moins bien, à l'*Æ. bromeliifolia* Bak. Feuilles légèrement teintées de brun et un peu écailleuses en dessous.

Æ. Lamarchei Mez (*Macrochordium Lamarchei* Ed. Morr.). — Diffère comme allure des espèces précédentes. Les feuilles plus étroites, un peu plus courtes et plus dressées sont vertes et écailleuses, sur le revers surtout, serrées en une rosette allongée formant tube. Fleurs groupées en épi sur un rachis blanc tomenteux, dense.

Sous-genre *Purpurospadix*

Inflorescence en épi très simple, en forme de strobile très dense ou subglobuleux, croissant par le sommet quand les fleurs ultimes sont flétries. Bractées florales coriaces, très serrati-formes. Pétales virescents ; ligules ru-

dimentaires, très souvent changées en pièces calleuses transversales, très entières et petites.

Æ. Germinyana Bak. (*Chevalliera Germinyana* Wittm. ; *Ch. Veitchii* Wittm., non Morr. ; *Bromelia daguensis* Hort.). — Feuilles 20-30 en une courte rosette, 60-75 cm. de long, 75 mm. de large au milieu, réfléchies à partir du milieu, vert brillant au-dessus, deltoïde-cuspidées au sommet, bords finement dentés. Hampe moitié moins longue que les feuilles, érigée, garnie de nombreuses feuilles bractéales imbriquées, verdâtres. Inflorescence : épi dense de 15-20 cm. de long, 5 cm. de diamètre, bractées rouge brillant, dentées. Sépales lancéolés. Pétales blanc rougeâtre, presque deux fois aussi longs que les sépales.

Très voisin de l'*Æ. Veitchii* Bak., dont il diffère par ses bractées et ses feuilles plus larges.

Æ. Veitchii Bak. (*Chevalliera Veitchii* Ed. Morr., non Wittm.). — Feuilles 12-15 en une courte rosette, 45-60 cm. de long sur 35-50 mm. de large, modérément fermes, subérigées, vertes au-dessus, obscurément écailleuses sur le revers, deltoïdes au sommet, bordées de très fines épines. Hampe érigée, 30 cm., de long ; feuilles bractéales lancéolées, vertes, imbriquées. Inflorescence en épi dense, oblong, 8-10 cm. long, 5 cm. large ; feuilles bractéales ovales, rigides, rouge brillant, dentées. Sépales un peu plus longs que l'ovaire. Pétales jaune pâle, deux fois aussi longs que les sépales.

Æ. Fernandæ Bak. (*Bromelia Fernandæ* Ed. Morr. ; *Chevalliera Fernandæ* Hort. ; *Ananas Mensdorffianus* Hort. ; *Æchmea Schomburgkii* Bak ; *Bromelia longifolia* Schomb.). — Feuilles nombreuses (40 et plus) en une rosette lâche, ensiformes, longues de 1 mètre à 1 m. 25, rigides, vert brillant au-dessus, légèrement écailleuses en dessous, rétrécies au sommet et bordées de nombreuses épines moyennes, crochues. Hampe courte, érigée, garnie de nom-

breuses feuilles ascendantes, rigides. Inflorescence formant un capitule globuleux de 10-12 cm. de diamètre; feuilles bractéales rigides, ovales, acuminées, rouge brillant, bordées de dents longues et nombreuses. Fleurs beaucoup plus courtes que les bractées. Ovaire oblong-trigone. Sépales lancéolés-acuminés, glabres, de 25 mm. de long. Pétales blanc jaunâtre, un peu plus longs que le calice.

Sous le nom d'*Echmea pristis* Ait. (3), nous cultivons une belle grande plante, remarquable par son port et ses dimensions. Elle ne figure dans aucune monographie et n'est signalée dans aucune des publications que nous possédons. Elle n'a pas encore fleuri et il est impossible de dire à quel groupe elle doit appartenir.

La plante possède de grandes feuilles, longues de 1 mètre, larges de 55 mm., loriformes, bordées d'épines noires, très fortes à la base, longuement acuminées et terminées par une longue pointe épineuse, noire, vertes sur les deux faces, et marquées sur la gaine de grandes taches confluentes, noir bleuté.

QUESNELIA Gaud.

Ce genre, intermédiaire entre les *Echmea* et les *Billbergia* ne renferme qu'une douzaine d'espèces peu connues, sauf trois ou quatre que l'on rencontre dans certaines collections.

Il est caractérisé comme suit : Sépales non mucronés, libres jusqu'à la base ou rarement légèrement connés. Pétales libres, ligulés, à peu près deux fois aussi longs que les sépales. Six étamines : 3 insérées au sommet de l'ovaire, 3 insérées à l'onglet des pétales; anthères linéaires-oblongues. Ovaire infère, oblong, sessile, glabre ou plus ou moins tomenteux; style filiforme, stigmate linéaire, très contourné. Fruit : petite baie.

Nous cultivons les espèces suivantes :

Q. lateralis Wavra (*Q. Enderi* Wittm.; *Q. centralis* Wavra; *Billbergia Enderi*

Reg.). — Mieux connue sous le nom de *Q. Enderi*, cette espèce, assez rare semble-t-il, est très curieuse par son mode de floraison : les fortes plantes produisent habituellement plusieurs tiges florales : au centre, dans le cœur de la rosette et latéralement à la base de la plante.

Feuilles peu nombreuses (8-10) en rosette utriculaire, longues de 60 cm., larges de 5 cm., vert-glaucescents au-dessus, légèrement écailleuses et à peine marquées transversalement sur le revers, arrondies et mucronées au sommet, bordées de petites dents, brunes et crochues. Hampe mince, longue de 30 cm., garnie de feuilles bractéales scarieuses, imbriquées. Inflorescence : épi dense, long de 15 cm., étroit, oblong, pauciflore; bractées ovales, acuminées, teintées de rouge. Ovaire oblong. Sépales linéaires-oblongs aussi longs que l'ovaire. Pétales violets, deux fois aussi longs que les sépales.

Sous les noms de *Q. rufa* Gaud., de *Q. Skinneri* Hort. et de *Q. roseo-marginata* Carr., nous cultivons trois plantes voisines, mais cependant bien distinctes, que les auteurs ont confondues, rapportées à d'autres espèces et mêlées de telle façon, qu'il est difficile de se faire une opinion exacte et de savoir réellement à quelles espèces il convient de les rattacher. Pour ces raisons, nous conservons les noms sous lesquels elles figurent depuis longtemps dans nos collections.

Le *Q. roseo-marginata* répond à la description et à la planche coloriée qu'en donne Ed. Morren, dans la *Belgique Horticole* (1881), sous le nom de *Q. roseo-marginata* Carr. avec les synonymes suivants : *Q. Skinneri* Hort.; *Billbergia Skinneri* Hort.; *Lievna princeps* Regel.

Le *G. rufa* Gaud. fut figuré et décrit par Ed. Morren, dans la *Belgique Horticole* (1882); la description et la planche coloriée se rapportent à la plante que nous cultivons sous ce nom. On y

trouve comme synonymes : *Quesnelia rosea* Brong. et *Billbergia Quesneliana* Brong..

Si nous consultons Baker (1), nous voyons que le *Q. roseo-marginata* Carr., figuré dans la *Belgique Horticole* (1881) est rapporté au *Q. rufa* de Gaudichaud, avec les synonymes suivants : *Q. Skinneri* Hort. ; *Bromelia arvensis* Vell. ; *Lievena princeps* Reg. ; *Billbergia roseo-marginata* C. Koch. Le *Q. rufa*, décrit par Morren dans la *Belgique Horticole* (1882), devient le *Q. cayennensis* Bak. avec un synonyme : *Billbergia Quesneliana* Brong.

Mez est d'un avis différent. Pour cet auteur, le *Q. rufa* Gaud. figuré dans la *Belgique Horticole* (1882), doit être appelé *Q. arvensis* Mez et les plantes désignées sous les noms de *Bromelia arvensis* Vell. ; *Lievena princeps* Reg. ; *Billbergia Quesneliana* Brong. ; *Quesnelia cayennensis* Bak., doivent être considérés comme identiques à cette espèce, de même que le *Quesnelia van Houtteana* Baker, qu'il ne faut pas confondre avec un autre *Quesnelia van Houtteana* Ed. Morr., figuré sous ce nom dans la *Belgique Horticole* (1882) et que Mez rattacha au genre *Æchmea*.

Mez conserve le nom de *Q. roseo-marginata* Carr. pour le *Quesnelia* décrit sous ce nom dans la *Belgique Horticole* de 1881, et, parmi les synonymes, il distrait le *Q. Skinneri* Ed. Morr., qu'il élève au rang d'espèce distincte.

La comparaison de nos plantes vivantes, avec les planches coloriées de la *Belgique Horticole* et les descriptions des auteurs, nous autorisent à croire que le véritable *Quesnelia rufa* Gaud. est celui rapporté par Mez au *Q. arven-*

sis Mez ; le *Q. roseo-marginata* Carr. paraît être celui figuré par Morren, en 1881, dans la *Belgique Horticole*. Quant au *Q. Skinneri* Ed. Morr., peu différent du précédent, il semble bien que ce soit la plante que nous cultivons sous ce nom.

Ces trois *Quesnelia* se ressemblent beaucoup, particulièrement par l'inflorescence qui se présente sous la forme d'un épi strobiliforme, compact, très ornemental par ses bractées rose plus ou moins vif et par ses fleurs tubuleuses bleues.

Le *Q. rufa* Gaud. est le moins intéressant ; sa tige s'allonge et se dégarnit par le bas. Ses feuilles étroites, longuement acuminées, canaliculées, les supérieures dressées, les inférieures déjetées, parfois brisées, ne produisent pas, par leur ensemble, le cachet ornemental des deux autres espèces.

Le *Q. roseo-marginata* Carr. est une espèce très ornementale ; elle se distingue du précédent par sa stature moins élevée, par ses feuilles plus courtes, plus larges, plus arquées, avec des épines marginales plus fortes et plus crochues à la base. L'épi est plus court, droit, cylindrique, les feuilles bractéales plus courtes et plus dentées.

Le *Q. Skinneri* Ed. Morr. est la plus belle des trois espèces ; il ressemble beaucoup au précédent, mais s'en distingue par un port plus élégant, ses feuilles sont un peu plus longues, plus dressées, plus colorées, plus foncées et par une opposition plus nette entre le vert et les zébrures transversales blanches.

Les *Q. Skinneri* et *Q. roseo-marginata* méritent d'entrer dans toutes les collections.

(1) BAKER : *Handbook of the Bromeliaceæ*.

Extraction du Carotène de *Daucus Carota* L.,

par M^{me} M. BOUILLENNE et M. O. LAZAR,

Les nombreuses recherches faites sur les Caroténoïdes des plantes et en particulier sur le carotène, depuis déjà un siècle (il a été isolé par Wackenroden, en 1831), ne permettent pas actuellement de se prononcer sur le rôle physiologique de cette dernière substance dans l'organisme végétal.

Le botaniste Tswett (1) a réuni sous l'expression de Caroténoïdes, un groupe de pigments exempts d'azote, de couleur jaune-orange allant au rouge-foncé, que l'on trouve dans le règne végétal ainsi que dans le règne animal.

Dans les plantes, ces pigments sont généralement associés à la chlorophylle dans les chloroplastes. Ils déterminent également la couleur de beaucoup de Cryptogames dépourvus de chlorophylle.

Chez les animaux, ils donnent leur couleur jaune aux graisses, au pigment du corps jaune de la vache, au jaune d'œuf de poule, etc. (On les appelle souvent lipochromes.)

En ce qui concerne leur composition chimique, on sait depuis plusieurs années (1928) que les Caroténoïdes contiennent tous une chaîne à liaisons éthyléniques (de 7 à 11 doubles liaisons) conjuguées auxquelles ils doivent leur coloration : $-\text{C}=\text{C}-\text{C}=\dots$, l'intensité de la coloration augmentant avec le nombre des doubles liaisons conjuguées.

La chaîne chromophore de doubles liaisons conjuguées serait dans ce cas aliphatique.

Or, on sait que dans les colorants diazoïques, par exemple ($\text{R}-\text{N}=\text{N}-\text{R}$), le pouvoir chromophore est porté non pas, comme on l'a cru, par le radical $\text{N}=\text{N}$, mais par le radical benzénique disposé en forme quinonique par le jeu de doubles liaisons conjuguées.

La caractéristique de tels corps est d'absorber les rayons violets et bleus, d'où leur couleur jaune ou rouge.

Le type de la classe de pigments caroténoïdiques, le carotène, est un hydrocarbure $\text{C}_{40}\text{H}_{56}$, constitué par une chaîne à 11 doubles liaisons, terminée à chaque extrémité, ou à l'une seulement, par un radical ionone (α ou β).

On connaît à l'heure actuelle quatre isomères du carotène .
 α carotène avec 1 C asymétrique $\alpha_{cd}^{48} = +385^{\circ}$;
 β carotène sans C asymétrique;
 iso-carotène obtenu par transformation *in vitro* du β carotène
 (n'a pas encore été isolé des plantes);
 γ carotène sans C asymétrique.

A côté des hydrocarbures, les caroténoïdes contiennent :

Des *alcools* : les xanthophylles (la lutéine $C_{40} H_{56} O_2$) existant à l'état libre, ou combiné à des acides incolores pour donner des éthers colorés, cires colorées ou Farbwachse; par exemple, l'héliénène ou dipalmitate de lutéine;

Des *cétones* comme la rhodoxanthine $C_{40} H_{50} O_2$, les deux radicaux cétoniques se trouvant fixés en position méta sur chacun des noyaux ionone de la molécule;

Des *acides* existant à l'état libre (crocétine $C_{20} H_{24} O_4$) ou associé sous forme de sels;

Des *glucosides*, comme la crocine, hétéroside de digentiobiose et crocétine.

Le caractère commun de tous les caroténoïdes (quelle que soit leur fonction chimique) est de posséder une chaîne insaturée à l'extrême et d'être colorés.

On a isolé jusqu'aujourd'hui une vingtaine de caroténoïdes végétaux. Le plus grand nombre possède 40 atomes de carbone. Ceux qui possèdent moins de 40 C proviennent vraisemblablement, d'une oxydation des caroténoïdes à 40 C. Ils contiennent, en effet, de l' O_2 en un radical acide ou alcoolique.

On trouvera une mise au point de nos connaissances des propriétés physiques et chimiques des caroténoïdes ainsi que la bibliographie complète du sujet dans quelques publications très récentes (2, 3, 4), dont nous extrayons les quelques renseignements donnés ici.

La grande importance que les caroténoïdes ont acquise ces dernières années vient de la découverte du rôle énorme joué par certains d'entre eux dans l'organisme animal.

En effet, il est prouvé aujourd'hui, grâce aux remarquables travaux d'un certain nombre de savants (voir LEDERER, *Les Caroténoïdes des plantes*), que certains caroténoïdes sont la source de la vitamine A, chez les animaux. Ils sont transformés dans le foie, par hydrolyse, en vitamine A.

Formule : $C_{40} H_{56} + 2 H_2 O = 2 C_{20} H_{30} O$.

Seuls les caroténoïdes, oxydés ou non, munis d'un noyau ionone β , sont actifs comme provitamines.

Lederer rapproche la vitamine A, *facteur de croissance* des animaux et ayant sa source dans le règne végétal, de l'auxine, facteur de croissance des végétaux et qu'on trouve en abondance, en tous cas, chez les animaux.

Sur le rôle physiologique des Caroténoïdes dans les plantes, on sait peu de chose, et aucune hypothèse émise jusqu'à présent n'a été entièrement vérifiée.

Déjà Willstätter, qui a établi la formule du carotène, pensait que, par oxydation, le carotène donnait la xanthophylle $C_{40}H_{56}O_2$. La facilité d'oxydation de beaucoup de caroténoïdes a évidemment fait supposer qu'ils jouaient dans les plantes, le rôle soit de fixation et de régulation de pression d' O_2 , soit de récepteur d' H_2 .

On sait, en effet, que les carotènes se laissent hydrogéner avec une grande facilité, surtout à l'état colloïdal. Par hydrogénation catalytique, le carotène peut absorber au maximum 11 moles d'hydrogène pour former le perhydrocarotène, qui se présente sous forme d'une masse blanche, semblable à la paraffine (P. F. : $65^\circ C.$), optiquement inactive ou très peu active (5).

La présence des caroténoïdes à côté de la chlorophylle et la parenté chimique entre les caroténoïdes et le groupe phytol de la chlorophylle leur ont fait attribuer aussi un rôle important dans la photosynthèse; cependant, aucune action directe des caroténoïdes dans la photosynthèse n'a pu être démontrée.

Il semble établi, cependant, que le pourcentage en carotène et le pourcentage en sucres varient parallèlement et que le pourcentage en carotène diminue lorsque le pourcentage en chlorophylle augmente (6).

Ajoutons que Went (7) a émis l'hypothèse que les caroténoïdes agiraient comme agent protecteur des enzymes cellulaires contre les rayons violets et ultra-violets.

*
* *

Les procédés d'extraction des caroténoïdes sont basés sur leurs caractères de solubilité.

Tous ou presque tous (on ne connaît qu'une exception, le glucoside crocine) sont insolubles dans l'eau.

Les caroténoïdes à structure d'hydrocarbures sont solubles dans les dissolvants des graisses : éther sulfurique, éther de pétrole, chloroforme, sulfure de carbone, benzène, très peu solubles dans les alcools méthylique ou éthylique.

Les xanthophylles (alcools) sont peu solubles ou insolubles dans les solvants lipoidiques et solubles dans l'alcool (méthanol

à 90 %), à l'exception de la cryptoxanthine $C_{40}H_{56}O$, qui ne contient qu'un O et est plus soluble dans l'éther de pétrole que dans l'alcool à 90 %.

Les éthers de xanthophylles (cires colorées) sont solubles dans les dissolvants des carotènes et des graisses.

*
**

Nous avons entrepris à l'Institut de Botanique, une étude physiologique de l'action du carotène et de ses dérivés sur les plantules en voie de croissance.

Nous avons ainsi été amenés à mettre au point, au laboratoire de Phytochimie, le procédé d'extraction et de purification le plus rapide.

Depuis la méthode classique à l'éther de pétrole, élaborée par Willstätter pour l'extraction et la cristallisation du carotène, de nombreuses variantes ont été proposées, surtout pour la purification des extraits bruts. Nous n'entrerons pas ici dans le détail bibliographique de cette question.

Beaucoup d'auteurs emploient, pour la purification des extraits, des liquides dissolvants à ébullition, ce qui présente un désavantage considérable, étant donnée la fragilité de la molécule de carotène.

Nous donnerons ici le détail du procédé que nous utilisons avec le plus de succès, procédé dont l'originalité réside dans le choix, parmi tous les dissolvants organiques déjà proposés, des mélanges qui nous ont paru les meilleurs, en évitant à nos extraits le contact de l'air et les températures élevées.

TECHNIQUE

Vingt kilogs de carottes fraîches, lavées, débarrassées de toute partie verte du collet sont réduits en cossettes et pressés dans un presse-jus (8).

Le gâteau à peu près sec obtenu contient le carotène; le jus extrait est à peine coloré.

Le gâteau est immergé dans de l'acétone déshydratée et laissé à macérer pendant quarante-huit heures.

On décante et presse à nouveau le gâteau. On répète deux fois encore l'extraction acétonique, ce qui livre finalement un gâteau complètement déshydraté. Les solutions acétoniques sont légèrement colorées en jaune. On les réunit et on les filtre.

Le gâteau sec pulvérisé est plongé dans de l'éther de pétrole pur et abandonné deux heures. On agite de temps en temps, puis on décante.

Cette première extraction enlève presque tout le carotène.

On soumet encore deux fois les cossettes à l'extraction par l'éther de pétrole, en laissant chaque fois vingt-quatre heures en contact avec le solvant.

Après la troisième extraction, les cossettes sont à nouveau soumises à la presse (enlèvement de presque tout l'éther de pétrole) et l'on obtient un résidu de cossettes d'un blanc grisâtre.

On filtre les extraits étherés réunis.

Les extraits acétoniques aqueux sont concentrés sous azote et pression réduite, à température ne dépassant pas 45°, puis traités par l'éther de pétrole, qui enlève les traces de carotène passées dans l'acétone.

On réunit tous les extraits éthériques.

Pour ces deux opérations nous avons employé au total quinze litres d'acétone et autant d'éther de pétrole.

*
* *

L'extrait total dans l'éther de pétrole est distillé au bain-marie sous pression réduite (dépression : 500 mm. à 650) sous atmosphère d'azote, à une température maximum de 40° C.

Lorsqu'il est concentré à 1,5 litre, on arrête la distillation; le refroidissement provoque immédiatement l'apparition d'un dépôt floconneux blanchâtre qu'on laisse se former à la glacière sous azote pendant vingt-quatre heures.

On décante ce premier *dépôt A*; on remet le filtrat à la glacière sous azote pendant huit jours.

Après ce temps, un nouveau dépôt s'est formé. On filtre sous pression réduite et l'on recueille sur le filtre un abondant précipité brun-rouge de consistance cireuse, *dépôt B*; au microscope, on aperçoit dans cette masse de petits cristaux de carotène.

Le filtrat du *dépôt B*, fortement coloré et limpide, est concentré sous pression réduite et sous azote (température maximum de 45°), à un volume d'environ 80-85 cc.

Ce volume est immédiatement additionné, dans un cristalliseur, de 50 cc. de benzol, puis de 250 cc. d'alcool méthylique très pur. La préparation est mise dans un exsiccateur où l'on fait passer un courant d'azote. On provoque ensuite une dépression de 400 mm., et l'on place l'exsiccateur à la glacière pendant dix jours.

Après ce temps, il s'est formé un troisième *dépôt C*, constitué par une masse huileuse jaune, d'un volume total d'environ 25 cc., dans laquelle nage le carotène bien cristallisé.

On décante soigneusement le liquide surnageant, - rouge-brun, — on le concentre sous pression réduite en atmosphère

d'azote, jusqu'à environ 50 cc. et on le remet en glacière dans un exsiccateur, sous vide.

Le *dépôt A* ne contient pas de carotène. Les *dépôts B* et *C* contiennent en presque totalité le carotène extrait des carottes.

Le dernier filtrat en contient encore des traces, à côté d'une assez grande quantité de stérols.

PURIFICATION DU CAROTÈNE

Après de nombreux essais, nous avons adopté, comme liquide de lavage du carotène, un mélange d'alcool méthylique très pur et de pyridine purissime en proportion 4-1.

Ce mélange convient très bien pour enlever les xanthophylles et tout ce qui accompagne le carotène dans les dépôts obtenus.

Il permet d'obtenir en première ou deuxième cristallisation des jets de carotène assez purs, ainsi que l'indiquent les points de fusion et les photographies annexées (photos 1 et 2), et il évite les pertes de carotène dues aux cristallisations successives employées par certains auteurs.

Du *dépôt B*, nous avons récolté 0 gr. 310 de carotène. Point de fusion : 172°-174°;

Du *dépôt C*, nous en avons récolté 0 gr. 370. Point de fusion : 174°-175°; des liquides de lavage de ce dernier, nous en avons retiré encore 0 gr. 010, soit au total 0 gr. 690 de carotène cristallisé brut, c'est-à-dire du mélange des trois isomères.

On sait que dans le carotène extrait de la carotte, 90 % sont constitués par du carotène β . Nous n'avons pas fait la séparation chromatographique de Tswett des différents isomères, ce qui présente momentanément peu d'intérêt pour nos recherches physiologiques.

Pour la séparation par adsorption des isomères, Kuhn et Lederer ⁽⁹⁾ emploient une colonne d'hydroxyde d'aluminium, Karrer et Walker ⁽¹⁰⁾, une colonne d'hydroxyde de calcium et Strain ⁽¹¹⁾, une colonne d'oxyde magnésique.

Le plan ci-contre permet de comprendre rapidement et facilement les opérations de purification du carotène.

*
* *

Le procédé de précipitations fractionnées que nous avons employé nous a permis de recueillir, à côté du carotène, quelques produits qui nous paraissent présenter un certain intérêt du point de vue physiologique.

Dépôt A. — Le dépôt A obtenu par distillation de l'extrait éthéré est une masse floculente d'un blanc jaunâtre. Elle est

lavée sur le filtre par de l'alcool absolu et à froid (-3° C.) qui laisse comme résidu une masse blanc mat formée de paillettes d'aspect cireux. Au microscope elle présente un aspect semi-cristallin (photo 3). Traitée par l'alcool absolu bouillant, elle se dissout; il reste sur le filtre un très léger résidu jaunâtre (non encore analysé).

La solution dans l'alcool précipite par refroidissement une masse d'un blanc pur, nettement cristalline (photo 4).

Après plusieurs purifications par l'alcool absolu bouillant, nous avons récolté 14 mgr. d'un produit très pur dont voici les caractères reconnus jusqu'à présent :

Masse blanche d'aspect cireux, insoluble dans l'eau, peu soluble dans l'alcool absolu froid, soluble dans l'alcool absolu bouillant, l'éther de pétrole, le chloroforme, le benzène, la pyridine.

Point de fusion : 59° - 60° (non corr.).

Le caractère cristallin obtenu dans l'alcool absolu se perd par dessiccation complète des cristaux dans un exsiccateur à vide.

L'analyse du produit par la méthode roentgenographique, commencée par M. Brasseur, chef de travaux de physique à l'Université de Liège, n'a pas encore permis de déterminer la longueur de la chaîne moléculaire, vraisemblablement à cause d'un défaut d'orientation.

L'étude de la molécule est continuée.

Les caractéristiques obtenues se rapprochent assez bien de celles de l'Hentriakontan, analysé par Kuhn et Grundman (12), comme une hydrocarbure $C_{31}H_{64}$, isolé des fruits de tomates conservés et accompagnant le lycopène.

Comme nous l'avons indiqué précédemment, nos extractions sont faites à l'abri de l'air. Les distillations sont réalisées sous azote et pression réduite, à température très basse.

Nous croyons donc que nous n'avons pas, dans la suite des manipulations, permis l'altération des constituants de la carotte extraits par l'éther de pétrole. Or, les extractions sur des carottes fraîches, récoltées en octobre 1934, nous ont donné 0 gr. 690 de carotène et 14 mgr. de ce produit très pur. Les mêmes opérations sur des carottes conservées et traitées en mars de la même année, nous ont donné très peu de carotène, quelques mgr. seulement et 0 gr. 75 de ce même produit (brut).

Il nous paraît intéressant d'essayer de vérifier cette constatation.

En effet, comme nous l'avons dit en commençant, on ne possède encore aucune certitude, ni sur le rôle physiologique du carotène, ni sur son sort dans les organes végétaux qui en contiennent.

Les résidus de la purification du carotène dans les dépôts B et C n'ont pas encore été travaillés.

L'huile qui accompagne le carotène dans le dépôt C, après avoir été débarrassée entièrement des traces de carotène et de stérols qu'elle contient, se présente comme un produit très visqueux, limpide, jaune pâle (13).

Enfin du dernier filtrat (liquides mères de la dernière précipitation du carotène) évaporé sous vide et azote, nous avons isolé, en assez grande quantité, un stérol (photo 5), dont le point de fusion est 122-125°.

*Laboratoire de Phytochimie. Institut de Botanique.
Liège.*

BIBLIOGRAPHIE

- (1) TSWETT, *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **29** : 630, 1911.
- (2) ZECHMEISTER, *Carotinoïde*. (Julius Springer, Berlin, 1934.) Aussi dans KLEIN, *Handbuch der Pflanzen-Analyse*. (III, B. II, Vienne, 1932.)
- (3) LEDERER, Les Caroténoïdes des Plantes. (*Actual. Scient. et Industr.*, Paris, 1934.)
- (4) ZECHMEISTER, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **16**, 7 : 993, 1934.
- (5) ZECHMEISTER, CHOLNOKY et VRABEL, Ueber die Katalytische Hydrierung des Carotin. (*Ber. deutsch. Chem. Ges.*, **61** : 566, 568, 1928.)
- (6) TOBLER, *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **30** : 33, 1912.
- (7) WENT, *Rec. Trav. botan. Néerl.*, **1** : 106, 1904.
- (8) HOLMES et LEICESTER, *Journ. Amer. Chem. Soc.*, **54** : 2, 1932.
- (9) KUHN et LEDERER, *Ber. deutsch. Chem. Ges.*, **64** : 1349, 1931.
- (10) KARRER et WALKER, *Helv. Chim. Acta*, **16** : 641, 1933.
- (11) STRAIN, *Science*, **79** : 325, 1934.
- (12) KUHN et GRUNDMAN, *Ber. deutsch. Chem. Ges.*, **65** : 898, 1932.
- (13) KARRER, SCHOPP et MORF, *Helv. Chim. Acta*, **15** : 1158, 1932.

LÉGENDE DES FIGURES

- PHOTO 1. — Cristaux de carotène du dépôt B.
- PHOTO 2. — Cristaux de carotène du dépôt C, photographiés à l'aide d'un condensateur parabolique.
- PHOTO 3. — Dépôt A, après lavage par alcool absolu froid.
- PHOTO 4. — Cristaux du dépôt A, obtenus dans l'alcool absolu bouillant.
- PHOTO 5. — Cristaux du stérol isolé du dernier filtrat.

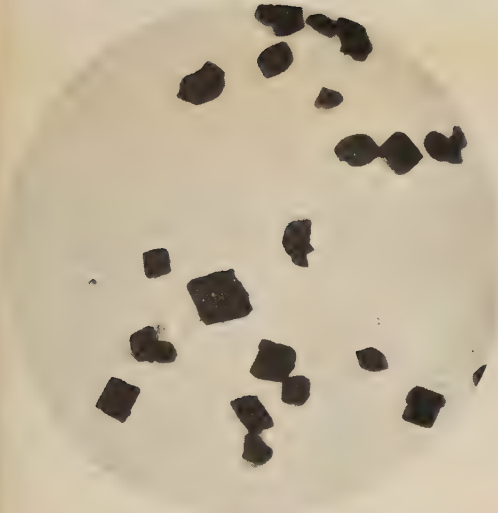


PHOTO 1.

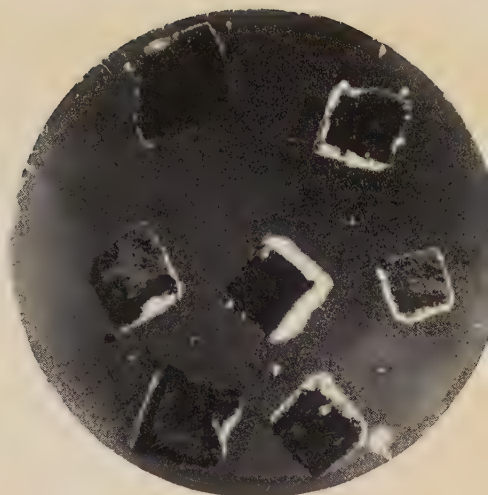


PHOTO 2.

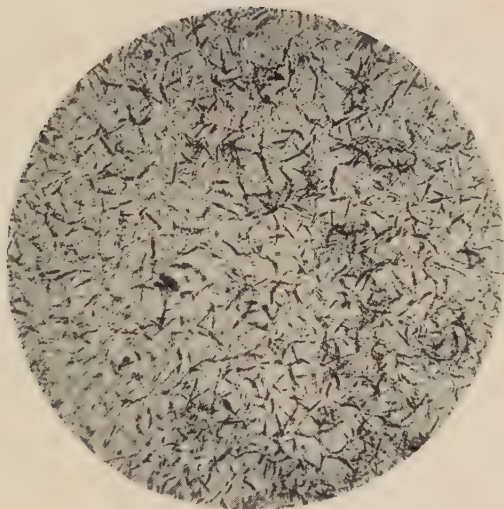


PHOTO 3.

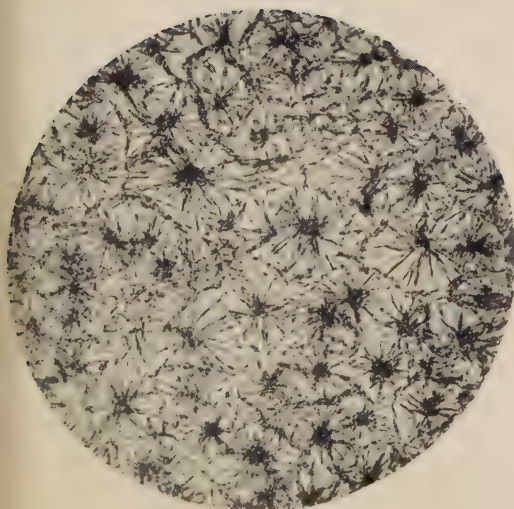


PHOTO 4

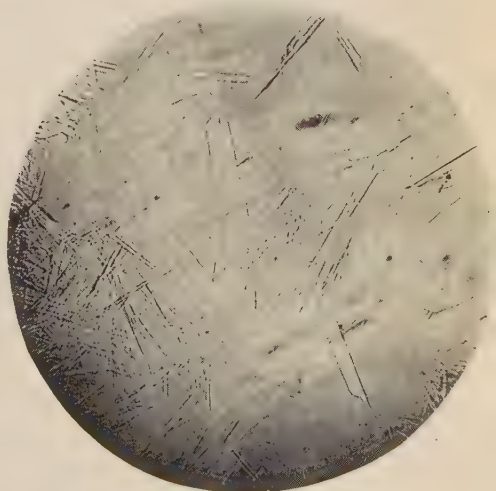
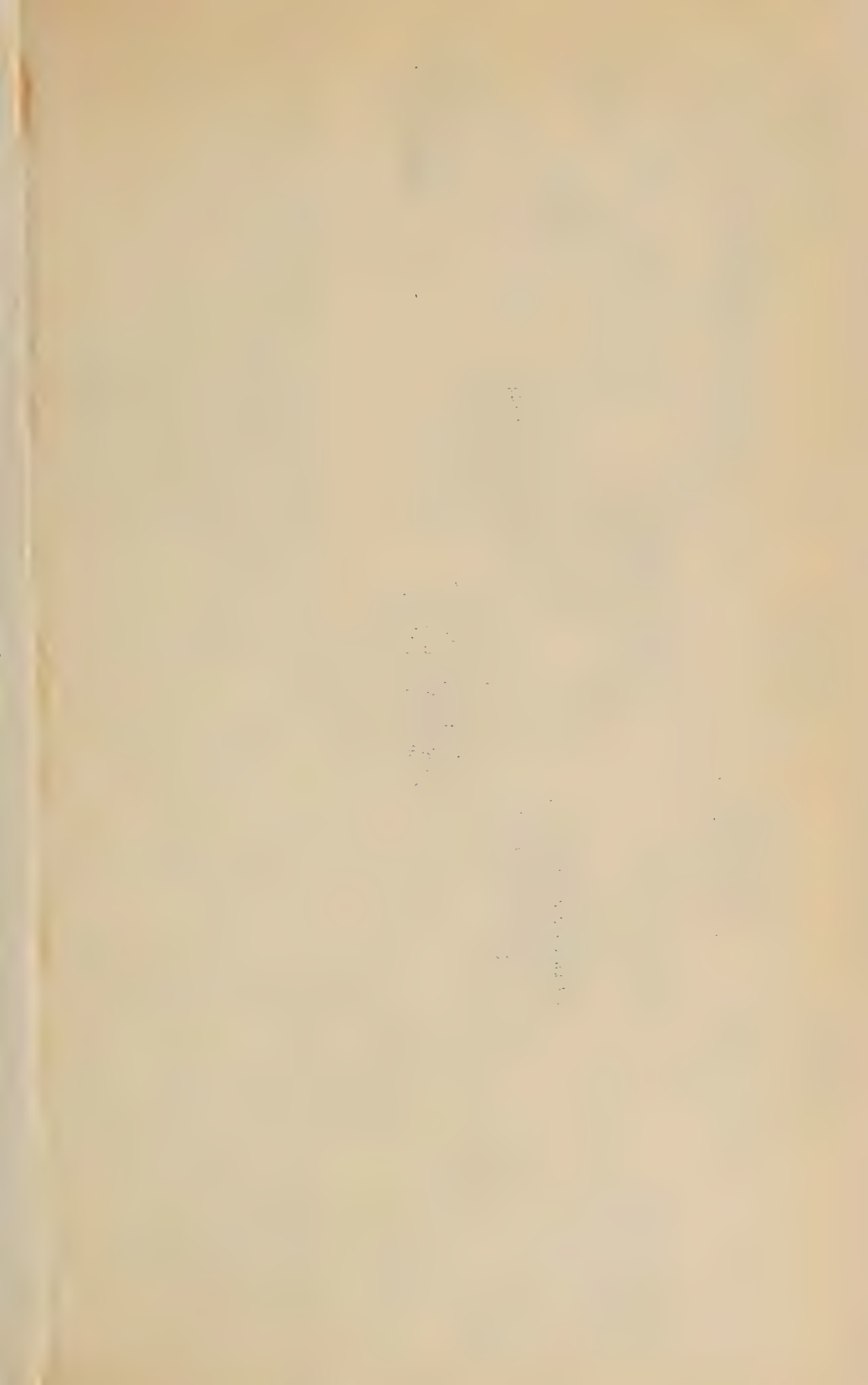


PHOTO 5



PLAN

(Crystaux blancs purifiés

Filtrat

Masse blanche
mise en solution par
alcool absolu bouillant.
Refroidissement

1^{er} dépôt : A;
masse blanc-jaune lavée sur filtre
par alcool absolu froid (-30°).

Filtrat
alcoolique.

2^e dépôt : B;
masse cireuse
rouge-brun
lavée par 200 cc.
alcool pyridine
(44).

Extrait décanté
huit jours
en glacière.

Extrait décanté;
concentration
sous N₂ et
vide partiel à 85 cc;
addition
de 50 cc. benzol

Extraits acétoniques
15 litres.

20 kgs carottes fraîches,
moules et pressées
+ acétone;
3 extractions successives.

Cossettes déshydratées
+ éther, pétrole;
3 extractions successives.

Extrait étherique (15 litres);
concentration sous N₂
et vide partiel à 1 l. 5;
refroidissement en glacière.

Résidu
blanc-grisâtre.

L'INFLUENCE DU CAROTÈNE SUR LA NÉOFORMATION DES RACINES ET LE DÉVELOPPEMENT DE LA GEMMULE CHEZ *Impatiens balsamina* L.

Note de O. LAZAR, présentée par R. BOUILLENNE.

Dans la note antérieure (1), nous avons vu que les graines de *Impatiens balsamina* L., mises à germer sur milieu d'agar-agar, contenant de faibles quantités de carotène, donnent des plantules dont les racines de néoformation après l'amputation de la touffe des racines principales, apparaissent plus tôt, sont plus nombreuses et plus longues que chez les témoins.

Dans l'expérience suivante les graines de Balsamine ont été

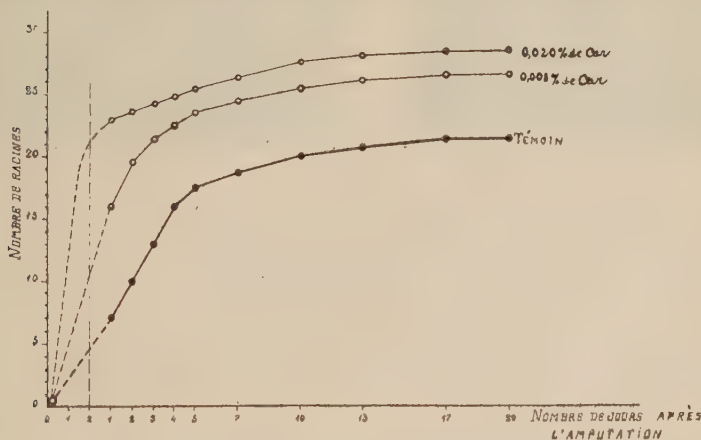


Fig. 1. — Plantules amputées des racines principales et soumises ensuite à l'influence du carotène pendant 48 heures (à l'obscurité).

La néoformation consécutive des racines est beaucoup plus rapide et plus considérable sous l'influence du carotène que chez les témoins.

mises à germer sur papier-filtre humide à l'obscurité. Après 12 jours, les plantules sont triées, celles du type moyen B, mesurant au départ 8-8,5 cm. de long, sont amputées des racines principales. Les hypocotyles sont plantés sur de l'agar-agar, qui contient dissous dans huile d'arachide : 1° 0,008 p. 100 de carotène ; 2° 0,020 p. 100 de carotène ; les témoins sont placés sur agar-agar ne contenant que 0,15 p. 100 d'huile d'arachide. La partie basale des hypocotyles est enfoncée sur une longueur de 0,5-0,75 cm.

dans l'agar-agar, le carotène est ainsi en contact direct avec la plaie. Après 48 heures de séjour à l'obscurité, les plantules sont retirées de l'agar-agar et déposées dans de l'eau de la distribution et à la lumière. Des racines nouvelles se développent comme dans l'expérience précédente. Le tableau et le diagramme ci-joints indiquent le nombre de ces racines en néoformation obtenues pendant



Fig. 3.



Fig. 2.

Fig. 2. — Hypocotyles 20 jours après l'amputation des racines principales : témoins.

Fig. 3. — Hypocotyles 20 jours après l'amputation des racines principales : 0,020 p. 100 de carotène.

une vingtaine de jours, après l'amputation des racines principales.

Nature des lots : moyenne sur 35 individus	Nombre de racines nouvelles apparues après la mise dans l'eau et l'exposition à la lumière (en jours)										Mortalité p.100 après 20 jours
	1	2	3	4	5	7	10	13	17	20	
Cotylédons verdissant tout de suite, vigoureux, étalés, type moyen B.											
1 ^{er} témoins	7 (p)	10 (A)	13 (A)	16 (A)	17,5 (3)	18,5 (6)	20 (8)	20,6 (10)	21,1 (25)	21,1 (40)	40
2 ^e 0,0048 de carotène..	16 (A)	19,6 (4)	21,3 (5)	22,4 (6)	23,4 (8)	24,3 (13)	25,3 (15)	26 (35)	26,2 (40)	26,2 (50)	30
3 ^e 0,020 de carotène..	23 (p)	23,5 (6)	24 (7)	24,5 (8)	25 (10)	26 (15)	27,5 (25)	28 (40)	28,2 (45)	28,2 (65)	40

5

Nous constatons dès les premiers jours : 1^o l'extrême précocité du phénomène d'apparition des racines sur les hypocotyles

de plantules traitées au carotène par rapport aux témoins (23 et 16 contre 7 racines) ; 2° l'augmentation de la croissance des racines néoformées sous l'influence du carotène (5 mm. et ~~11~~ contre ~~11~~ 6 mm.) ; 3° l'augmentation de la croissance des hypocotyles, des cotylédons ainsi que des quatre premières feuilles (voir fig. 2 et 3). Dans cette expérience on constate que : 1°) le carotène influence la vitesse d'apparition et le nombre des racines nouvelles et leurs longueurs ; 2°) il active très fortement le développement de la gemmule et des quatre premières feuilles ; 3°) le carotène n'agit donc pas spécifiquement sur le développement des racines, puisque les cotylédons et les premières feuilles se développent également beaucoup plus rapidement à la suite de l'administration du carotène.

(Université de Liège, Institut de botanique,
laboratoire de physiologie végétale.)

L'INFLUENCE DU CAROTÈNE SUR LA NÉOFORMATION DES RACINES CHEZ *Impatiens balsamina* L.

Note de O. LAZAR, présentée par R. BOUILLENNE.

Tandis que le rôle du carotène comme provitamine A (vitamine de croissance, etc.) dans l'organisme des Mammifères a été définitivement établi au cours de ces dernières années (1*), l'action du carotène dans la physiologie des plantes est, à l'heure actuelle, encore mal connue. C'est que l'introduction, au sein de l'économie d'un organisme, est généralement facile chez l'animal, tandis qu'elle présente de sérieuses difficultés chez le végétal. En

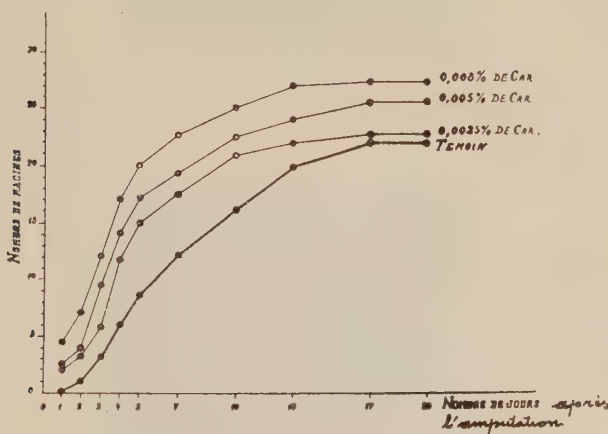


Fig. 1.

Plantules germées sur agar-agar, seul (témoins) ou enrichi de carotène. Amputation des racines principales après 12 jours de contact avec le carotène. Néoformation de racines plus précoce et en nombre plus considérable sous l'influence du carotène.

outre, on peut priver un animal de carotène (provitamine A), qui lui est fourni par le monde végétal tandis qu'on ne peut priver le végétal de carotène, puisqu'il en fait régulièrement et continuellement la synthèse.

De toutes les hypothèses et les théories relatives aux végétaux, émises jusqu'à ce jour, nous mentionnons celles proposées par

(1*) Ed. Lederer. Les caroténoïdes des plantes. Actualités scientifiques et industrielles, n° 137, Paris, 1934.

différents auteurs : Arnaud (2*), suivi plus tard par Willstaetter, qui compare le carotène à l'hémoglobine des animaux, comme régulateur de la pression d'oxygène dans les tissus; Kohl (3*), qui

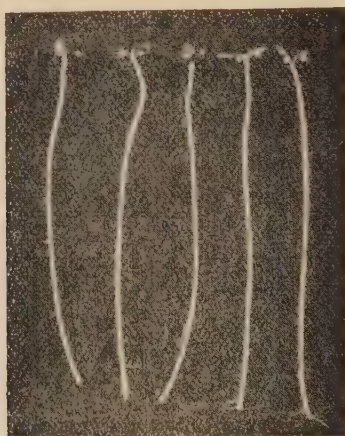


Fig. 2.

Hypocotyles, 5 jours après l'amputation des racines principales. Témoins.

assigne au carotène un rôle énergétique dans l'absorption du CO_2



Fig. 3.

Hypocotyles, 5 jours après l'amputation des racines principales,
0,008 gr. 100 de carotène.

au cours de la photosynthèse : Went (4*), qui suppose au carotène un rôle de protection des enzymes cellulaires, grâce à sa capa-

(2*) A. Arnaud. *C. R. de l'Acad. des sc.*, 1885, t. 100, p. 751.

(3*) F.-G. Kohl. *Untersuchungen über das Carotin*, 1902, pp. 1-165, Leipzig.

(4*) F.-A.-F.-C. Went. *Rec. Tr. Bot. Néerl.*, 1904, t. 1, p. 106.

cit  d'absorption des rayons violets et bleus; Fodor et Schoenfeld (5*), qui donnent au carot ne le r le d'accepteur d'H₂.



Fig. 4.

Hypocotyles, 20 jours apr s l'amputation des racines principales. T moins.



Fig. 5.

Hypocotyles, 20 jours apr s l'amputation des racines principales.
0,008 p. 100 de carot ne.

Nous nous sommes demand  si l'on ne pouvait d celer un de ces r les pour le carot ne dans le monde v g tal, en  tudiant les

(5*) Fodor et Schoenfeld, *Bioch. Zeitschr.*, 1931, t. 233, p. 243.

variations éventuelles de la croissance après administration de carotène. Nous nous sommes attaché spécialement au problème de la néoformation des organes, les racines dans la présente note.

Etat des cotylédons (Type B)	Nature des lots	Moyenne du nombre de racines nouvellement apparues après											Mortalité après 20 jours p. 100
		Moyenne du nombre de racines nouvellement apparues après											
		1 jour	2 jours	3 jours	4 jours	5 jours	7 jours	10 jours	12 jours	17 jours	20 jours		
Témoins.....		0	1,2	3,2	6	8,6	12,2	16	20	22	22	30	
Moyenne sur 35 ind.....			(p)	*($\wedge$)	($\wedge$)	(5)	(7)	(10)	(18)	(33)	(45)		
0,0025 p. 100 de carotène .		2,2	3,3	6,7	11,7	15	17,5	20,8	22	22,6	22,6	10	
Moyenne sur 35 ind.....		(p)	($\wedge$)	($\wedge$)	(5)	(8)	(12)	(15)	(22)	(41)	(55)		
0,005 p. 100 de carotène..		2,5	4	9,5	14	17	19	22,5	24	25,5	25,5	3	
Moyenne sur 35 ind .. .		(p)	($\wedge$)	(4)	(6)	(9)	(12)	(16)	(25)	(46)	(60)		
0,008 p. 100 de carotène...		4,5	7	12	17	20	22,7	25	27	27,2	27,2	10	
Moyenne sur 35 ind		(p)	($\wedge$)	(4)	(7)	(9)	(12)	(16)	(30)	(46)	(60)		

* ($\wedge$) = en exposant, la longueur, en mm., de la plus longue racine apparue.

(p) = pointe radiculaire, simple bourgelet méristématique.

$\wedge$ = pointe radiculaire de 2 mm.

La recherche est délicate car, chez les plantes, les variations de croissance que l'on peut obtenir expérimentalement, par l'administration de quantités nécessairement minimales de carotène, risquent d'être de l'ordre de grandeur des variations individuelles,

dans un matériel vivant, même rigoureusement sélectionné.

Mais nous avons pu utiliser un matériel d'expérience soigneusement étudié déjà dans les travaux de R. Bouillenne (6*) sur la néoformation des racines, au cours de la germination chez *Impatiens balsamina*.

R. Bouillenne a montré qu'au cours de la germination, la touffe des racines principales se compose toujours de 5 ou 7 racines. Si on ampute la touffe des racines principales, dans des conditions déterminées de temps et de milieu, on constate une néoformation de racines sur l'hypocotyle. Or, le nombre de ces nouvelles racines dépend d'une manière constante du type de plantules expérimentées, en d'autres termes de leur vigueur. En effet, les plantules peuvent être triées en trois types (A, B, C) chez lesquels le nombre de racines est en rapport avec la vigueur. Nous nous occuperons plus tard de l'interprétation physiologique de ces observations. Dans nos recherches, nous avons soigneusement choisi les plantules appartenant au type moyen B.

Les graines de Balsamine soigneusement triées, ont été mises à germer (à l'obscurité et à 24° pendant 12 jours) sur milieu d'agar-agar à 1 p. 100, contenant en émulsion 0,15 p. 100 d'huile d'arachide où l'on a dissous diverses doses de carotène (7*) : soit 0,0025 - 0,005 - 0,008 p. 100. Les témoins sont cultivés sur le même milieu, contenant 0,15 p. 100 d'huile d'arachide seule. Après 12 jours, les plantules sont triées ; celles du type B moyen, mesurant au départ 8-8,5 cm. de long, sont amputées des racines principales et mises à la lumière dans de l'eau de la distribution.

Que les plantules aient ou non reçu du carotène, les racines se développent progressivement sur l'étendue des 2/3 inférieurs de l'hypocotyle, mais elles sont plus nombreuses, plus vigoureuses et plus longues à la base.

Le tableau I et le diagramme indiquent le nombre de ces racines nouvelles obtenues pendant une vingtaine de jours, après l'amputation des racines principales.

Nous constatons dès les premiers jours : 1) la précocité du phénomène d'apparition des racines sur les hypocotyles de plantes traitées au carotène par rapport aux témoins (20 contre 8.6 après 5 j.); 2) l'augmentation de la croissance des racines néoformées sous l'influence du carotène (9 mm. contre 5) (voir fig. 2 et 3). Le carotène provoque donc une activation très nette des phénomènes de croissance dans les racines de néoformation. Remarquons que les plantules témoins ont aussi pu subir l'influence

(6*) R. Bouillenne et F. Went. *Ann. Jard. Bot. Builenzorg*, 1933, t. 43.

(7*) Le carotène utilisé par nous est du carotène brut cristallisé à P.F. 174-175° (non corrigé), obtenu selon la technique décrite par Mme M. Bouillenne et O. Lazar. L'extraction du carotène de *Daucus carota* L., (*Soc. Roy. des Sciences de Liège*, 1935, n° 2).

des traces de carotène se trouvant dans toutes les graines de Balsamine (et probablement dans l'huile d'arachide).

Au cours des jours suivants, la différence diminue quant au nombre total de racines (27,2 contre 22), mais la longueur et la vigueur des racines des témoins sont beaucoup moins considérables (fig. 4 et 5).

Les plantules ont encore subi quelques autres modifications : la longueur et la vigueur de l'hypocotyle et de la gemmule sont plus considérables sur les sujets traités que sur les témoins. Le carotène joue donc ici le rôle d'un véritable activateur de croissance.

Si, comme le pense R. Bouillenne, la néoformation des pointes radiculaires exige l'intervention d'une substance spéciale, la rhizocaline, se trouvant en quantité limitée dans la plantule, la croissance des racines est, en tous cas, fortement influencée par le carotène absorbé par les racines principales de la plantule, au cours d'une germination qui a duré 12 jours.

Nous ne tenons pas encore compte ici de la question de savoir si le carotène a été absorbé tel quel ou sous une forme d'altération.

(Laboratoire de physiologie végétale.
Institut de botanique, Université de Liège.)

Localisation de la région d'absorption de la racine,

par P.-C. PREVOT,

Assistant à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège.

INTRODUCTION

Nos recherches antérieures ⁽¹⁾ sur l'absorption des éléments minéraux par les racines nous ont amené à conclure que, chez *Hordeum vulgare* L., la région d'absorption n'est pas localisée au voisinage du sommet méristématique.

Comparant la faculté d'absorption et d'accumulation dans les diverses parties de la racine, nous avons trouvé que la région d'absorption s'étend au contraire sur toute la zone comprise entre la pointe de la racine et l'endroit d'apparition des racines secondaires, c'est-à-dire jusqu'à environ 6 cm. de l'apex.

L'existence de méristèmes secondaires dans la zone d'apparition des racines latérales a toujours empêché jusqu'à présent l'analyse de cette région, puisque ces méristèmes constituent une répétition des conditions que l'on trouve au voisinage du méristème de la racine principale.

Dans cette région de la racine principale, comprise entre le méristème et la zone d'apparition des racines latérales, nos résultats sont en contradiction avec les recherches classiques qui s'accordent pour localiser le phénomène d'absorption, soit dans le méristème lui-même (COUPIN, H., 1), soit plus généralement entre le méristème et la région où les cadres de l'endoderme commencent à se subériser (PRIESTLEY, J. H., 5; POPESCO, ST., 4).

Nous avons trouvé dans nos expériences que la région distale de la racine, là où les cadres de l'endoderme sont entièrement

(1) Travail en voie de publication fait au laboratoire de Plant Nutrition. Directeur : Prof^r Hoagland, D. R. University of California, Berkeley, U. S. A. — Cette recherche a été commencée pendant un séjour aux États-Unis comme Regular Fellow de la Commission for Relief in Belgium.

centration 6 à 7 fois plus élevée que dans le milieu ambiant. A un point de vue thermodynamique, cette accumulation doit s'accompagner d'une dépense d'énergie, d'un certain travail. Les travaux de HOAGLAND, D. R. (3); DAVIS, A. R. (3); STEWARD, F. C. (6), et les nôtres nous font rechercher dans le métabolisme la source de cette énergie. C'est dans ce sens que nous orientons l'étude que nous poursuivons actuellement sur les phénomènes de perméabilité aux ions.

Institut de Botanique. Laboratoire de Physiologie végétale.

LITTÉRATURE

- (1) COUPIN, H., Sur le pouvoir absorbant du sommet des racines. (*C. R. Acad. Sc.*, 1919, **168**, 519.)
- (2) HIBBARD, P. L., The chromic acid method for estimation of small amounts of bromine. (*Industrial and Eng. Chem.*, 1926, **8**, 57.)
- (3) HOAGLAND, D. R. and DAVIS, A. R., The intake and accumulation of electrolytes by plant cells. (*Protoplasma*, 1929, **VI**, 610.)
- (4) POPESCO, ST., Recherches sur la région absorbante de la racine. (*Buletinul Agriculturii*, 1926, **IV**, 1.)
- (5) SCOT, L. I. and PRIESTLEY, JH., The root as an absorbing organ. (*New Phytologist*, 1928, **27**, 125.)
- (6) STEWARD, F. C. and CO-WORKERS, The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. (*Protoplasma*, 1932, **XV**, 29 and 497; **VXI**, 576; **XVII**, 436. — 1933, **XVIII**, 208.)